Die neue Großphylogenie des Tierreiches: Dilemma oder Fortschritt?

T. SYED, M. GUDO & M. GUTMANN

Abstract: **The new animal phylogeny – dilemma or progress?** Since ADOUTTE et al. (1999, 2000) introduced the "new animal phylogeny", it has become nearly unthinkable to discuss questions of metazoan bauplan evolution without considering results from molecular systematics and evo/devo. Unfortunately, most of these molecular biological findings seem to contradict morphology-based phylogenies. The article presented here shows that the main conflict between "molecules and morphology" occurs on the cladogenetic level, i.e. the characteristical trifurcated (Deuterostomia (Ecdysozoa + Lophotrochozoa)) genealogy of the "new phylogeny", while on the anagenetic level (i.e. supposed morphological transformation series) there is – quite remarkably – no such conflict at all. The anagenetic implications of the "new phylogeny" include the view of acoelomate early bilateria which gave rise to surprisingly complex, polysegmented "urbilateria", probably of coelomate organisation. The acoelomate "Protobilateria" are represented by one or two recent groups (Acoela and Nemertodermatida) only, which means that the main bilaterian radiation started from the polymer-coelomate "Urbilateria". These assumptions are congruent with the gallertoid-hydroskeleton-hypothesis, an anagenetic model for metazoan evolution developed between 1966 and 1976 by W.F. GUTMANN and co-workers. The gallertoid-hydroskeleton-hypothesis did not gain much acceptance because it was founded on a strictly process oriented approach (constructional morphology), and its results contradicted traditional, character-based views in many aspects. Some main results of the hydroskeleton-hypothesis which were in conflict with majority opinions from traditional morphology are: (1) tentaculates are highly derived protostomes, (2) enteropneusts are basal hemichordates, not derived from pterobranch-like precursors, (3) tunicates are highly derived, not basal to Acrania and Craniota, (4) Annelida include lines which were formerly thought to be phyla of their own, as Pogonophora, Echiura and Sipunculida, (5) there is no exclusive "Articulata"-Taxon because annelid-like forms are very basal, and probably of polyphyletic origin (descending from polymer-coelomate urbilaterians).
As is shown in the article, all these controversial views are now supported by results from molecular phylogenetics. If this would be accepted, the "new phylogeny" is clearly a progress rather than dilemma: A total evidence-model based on morphology and molecular phylogenetics can be offered, and used as a new phylogenetic frame for metazoan bauplan evolution. The last point is demonstrated by a re-interpretation of two problematical extinct groups, the Stylophora and Vetulicolia. In the light of the hydroskeleton hypothesis, Stylophora represent an early side branch of echinoderm evolution, while the Vetulicolia can best be interpreted as missing links between acrania-like chordates and tunicates.

Key words: New animal phylogeny, bauplan evolution, Urbilateria, Deuterostomia, Stylophora, Vetulicolia.

Einleitung

Die Bauplanevolution oder Großphylogenie der Metazoa ist seit den ersten Stammbaumentwürfen von Ernst HAECKEL ein hochkontroverser Gegenstand der phylogenetischen Forschung. Zu der schier unüberschaubaren Anzahl morphologisch begründeter Großphylogenien kam um die Jahrtausendwende ein molekularbiologisch ermittelter Stammbaum hinzu, welcher scheinbar keine der vorangegangenen Großsysteme bestätigte, und daher als eigenständige „New Animal Phylogeny" popularisiert wurde (ADOUTTE et al. 1999, 2000; vgl. auch Abb. 1). Diese „molekulare" Sicht auf die Evolution der Hauptlinien des Tierreiches fand überraschend schnell Eingang in die Lehrbücher, obwohl sie z. T. als morphologisch kaum nachvollziehbar empfunden wird: Bekanntestes Beispiel ist die Zusammenführung der Arthropoda und einiger ehemaliger „Aschelminthen"-Linien in einer neuen Großgruppe Ecdysozoa („Häutungstiere", AGUINALDO et al. 1997). Aktuell scheint die Evolutionsbiologie dahingehend in einem Dilemma zu stecken, dass phylogenetische Einzelprobleme sowohl vor dem Hintergrund traditionell-morphologischer Großphylogenien, als auch im Rahmen der „New Animal Phylogeny" (im folgenden: NAP) untersucht werden können (Schlagwort: „morphology versus molecules"). In dieser Situation muss der Forscher befürchten, von vornherein die falschen Fragen zu stellen, oder bei der Aus- und Weiterverwertung seiner Befunde mit ständigen, unbefriedigenden Doppelinterpretationen konfrontiert zu sein. Als zusätzliches Ärgernis verweisen außerdem Vertreter evo-

Denisia **20**,
zugleich Kataloge der
oberösterreichischen
Landesmuseen
Neue Serie **66** (2007):
295–312

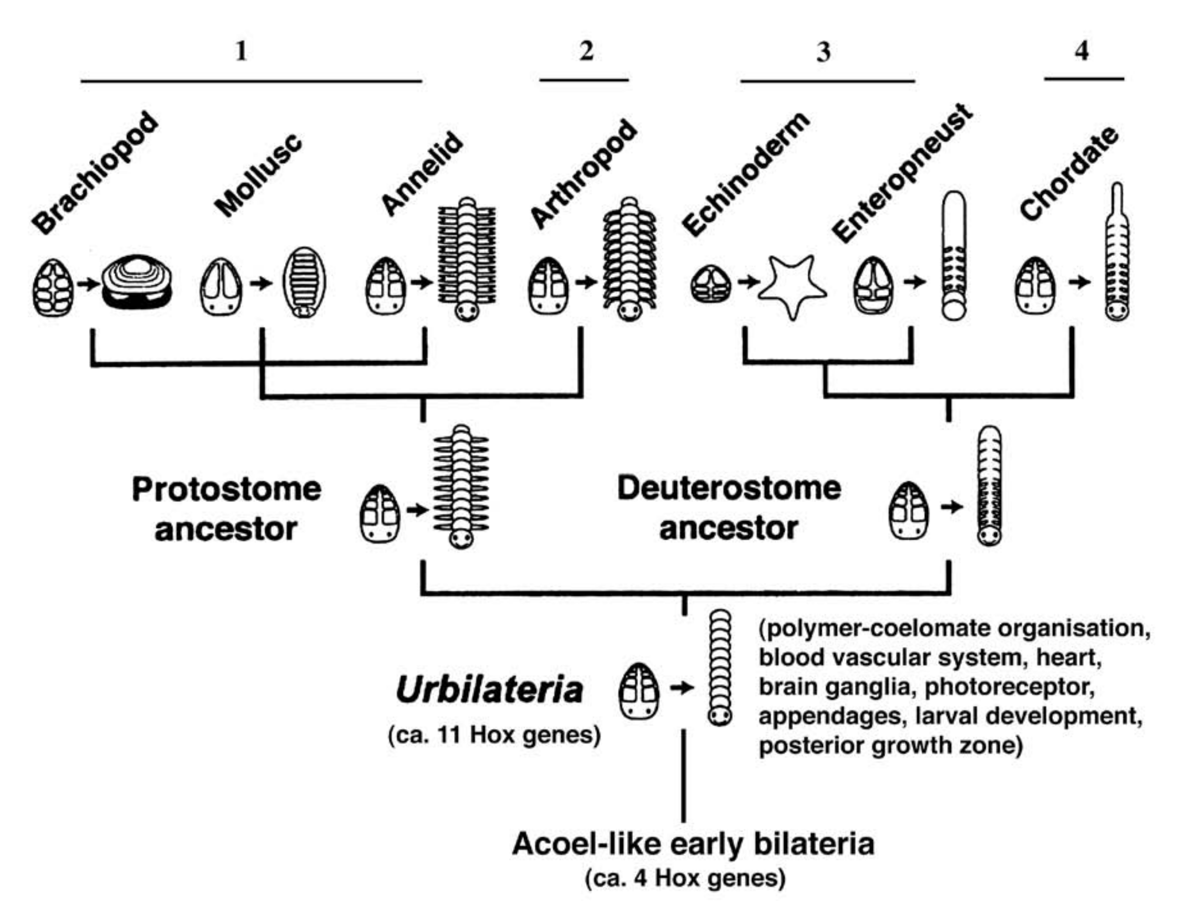


Abb. 1: Kladogenetische und anagenetische Aspekte der molekularbiologisch ermittelten „New Animal Phylogeny" (ergänzt aus: BALAVOINE & ADOUTTE 2003). Dargestellt sind nur Resultate zur Phylogenie der Bilateria, die sich wahrscheinlich in scharfer Trennung von der Nonbilateria-Radiation vollzog. Demnach waren die frühesten Bilateria kompakte, acoelomate Formen (Rezentvertreter: Acoela bzw. Acoelomorpha), aus denen sich polymer-coelomate, annelidenähnliche „Urbilaterier" (als letzte gemeinsame Vorläufer der Proto- und Deuterostomier) entwickelten. Dieses anagenetische Szenario wird besonders durch entwicklungsgenetische Daten unterstützt (z. B. Larvenformen mit posteriorer Wachstumszone, welche bei der Umwandlung zum Adultus aktiviert werden). Zur Kladogenese sind im Schema vier molekularsystematisch ermittelte Bilateria-Großgruppen mit Nummern eingetragen: (1) Lophotrochozoa (zu denen außer den gezeigten Tentaculata, Mollusca und Annelida u. a. auch Plathelminthes exkl. Acoela/Acoelomorpha gehören), (2) Ecdysozoa (in denen Arthropoden und einige sich häutende „Aschelminthen"-Formen vereinigt werden, letztere hier nicht abgebildet), (3) Ambulacraria (Echinodermen und Hemichordaten), (4) Chordata sensu stricto (Tunicata, Acrania und Craniota). Weitere Erläuterungen vgl. Haupttext.

lutionskritischer Gruppierungen auf den unerwartet scharfen Widerspruch zwischen jahrzehnte- bis jahrhundertalten Lehrbuchtheoremen und neuen molekularen Daten, um die Gültigkeit der Evolutionstheorie insgesamt in Frage zu stellen.

Der vorliegende Artikel demonstriert die Möglichkeit einer umfassenden morphologischen Deutung der NAP, indem auf ein über dreißig Jahre altes morphologisches Modell zur Großphylogenie der Metazoa zurückgegriffen wird: die sogenannte „Gallertoid-Hydroskelett"-Theorie (W.F. GUTMANN 1972, BONIK et al. 1976). Logischerweise bedeutet dies, dass es sich bei der z.Z. fast unhinterfragten Meinung, wonach die NAP keinen morphologisch begründeten Vorgänger hätte, um eine schwere Fehleinschätzung handelt (SYED 2004, 2006). Die Gründe für dieses Übersehen sind freilich leicht anzugeben: Bei der Gallertoid-Hydroskelett-Theorie handelt es sich um eine bis dato wenig beachtete Außenseiterposition (vgl. GUDO 2002, PETERS 2004). Nicht nur die im Rahmen dieser Theorie erarbeiteten phylogenetischen Aussagen, sondern auch die zugrundeliegende Rekonstruktionsmethode stieß auf Skepsis: Entgegen dem durch den Erfolg der HENNIGschen Phylogenetischen Systematik bestimmten „Trend" wurde hier der Rekonstruktion anagenetischer Prozesse (sukzessiver morphologischer Umwandlungsschritte) Vorrang vor der Rekonstruktion der Kladogenese (Genealogie) eingeräumt. Diese Rekonstruktionen der Anagenese basierten auf konstruktionsmorphologischen Bauplanbeschreibungen, in denen Organismen als chemo-mechanische Energiewandler von hydraulischem Zuschnitt aufgefasst wurden (z. B. W.F. GUTMANN 1966, 1967, 1972, 1988, 1989). Mögliche Umwandlungsschritte (evolutive Optionen) sollten anhand der unbeeinträchtigten Arbeitsfähigkeit der Gesamtkonstruktion eingegrenzt und hinsichtlich aufzuzeigen-

der Ökonomisierungen und Optimierungen gegeneinander abgewogen werden (vgl. auch VOGEL 1989, M. GUTMANN 1996).

Konstruktionsmorphologische Begründungen phylogenetischer Aussagen sind zwar nicht selten, in der zuerst von W.F. GUTMANN vertretenen konsequenten Anwendungsweise stellen sie jedoch bis heute keine anerkannte Methode dar. Da aber neben der Konstruktionsmorphologie keine anderen Verfahren zur Rekonstruktion der Anagenese entwickelt wurden, werden anagenetische Aussagen heute meist anhand des „mappings" von Einzelmerkmalen auf Kladogramme vorgenommen, also als methodisch nachgeordnetes Procedere, welches vollständig von der Ermittlung einer genealogischen Verzweigungsfolge – üblicherweise nach dem HENNIGschen Verfahren – abhängt.

Eine Methodendiskussion ist im vorliegenden Artikel nicht beabsichtigt (ausführlich durchgeführt bei M. GUTMANN 1996). Es soll primär darum gehen, kladogenetische und anagenetische Aspekte der NAP zu benennen, um diese mit kladogenetischen und anagenetischen Aussagen der Gallertoid-Hydroskelett-Theorie zu vergleichen und auf diese Weise weitreichende Übereinstimmungen zwischen beiden Großphylogenien nachzuweisen. Da die charakteristischen Neuerungen der NAP vor allem die Bilateria betreffen, werden die Nonbilateria-Stämme hier nicht behandelt (ausführlich dazu SYED 2006). Innerhalb der Molekularsystematik der Bilateria wurde bei den Deuterostomiern die bisher weitestgehende „Feinauflösung" hinsichtlich kladogenetischer und anagenetischer Aussagen erreicht, so dass sich ein Vergleich mit morphologischen Rekonstruktionen besonders anbietet. Für die Diskussion der „neuen" Deuterostomia-Phylogenie sollen auch zwei umstrittene Fossilformen, die Stylophora und Vetulicolia, herangezogen werden.

Neben den rein biologischen Ergebnissen (die ihrerseits schon für eine gewisse Beachtung einer Methode sprechen sollten, welche weit vor Ermittlung der NAP in vielen Fällen zu gleichartigen evolutionsbiologischen Lösungen kam) soll aber ein methodologisches Problem nicht aus dem Blickfeld verschwinden, das häufig von Seiten der empirischen Forschung übersehen wird. Dabei handelt es sich um die Frage, wie eigentlich ausgehend von einer taxonomisch basierten Sortierung von Typen der Übergang zu evolutionären Transformationsreihen vollzogen werden kann. Die Sortierung von Lebewesen nach Merkmalen stellt zunächst einmal nichts anderes dar, als die Bildung von Klassen in einem hierarchischen System. Um diese Hierarchie nun aber als zeitliche Abfolge deuten zu können, bedarf es eines zusätzlichen Wissens um die zeitliche Abfolge der zur Klassenbildung genutzten Merkmale. Dieses in der älteren Literatur intensiv diskutierte „Lesrichtungsproblem" ist für phylogenetische Szenarien von zentraler Bedeutung, weil nur über Lesrichtungskriterien die notwendigen Transformationsbegründungen geliefert werden können. Dieser Aspekt wird hier lediglich gestreift, indem Ergebnisse zweier differenter „Datensätze" aufgearbeitet werden: Die auf genetischer Basis beruhende kladistische Analyse seitens der NAP zum einen, die funktions- und konstruktions-morphologische Beschreibung der (taxonomisch) identischen Formen auf der anderen Seite. Die Gegenüberstellung der Ergebnisse dient zunächst ausschließlich der Orientierung über die notwendig gewordene Neuanordnung der relevanten Gruppen, und ihren jeweiligen Begründungen (das genannte methodologische Problem wird von M. GUTMANN et al. im vorliegenden Band weiterverfolgt).

Anagenetische Aspekte der NAP: Die Basis der Bilateria und der polyphyletische Zerfall der Plathelminthes und Polychaeta/Annelida

Derzeitige anagenetische Hypothesen zur Evolution und frühen Radiation der Bilaterier werden maßgeblich durch eine neue Sicht auf den Status der Plathelminthen bedingt. Auf molekularsystematischer Grundlage wurde zunächst die Monophylie der Plathelminthes in Frage gestellt: Eine oder zwei Gruppen, die Acoela und Nemertodermatida, entstanden demnach unabhängig von den übrigen Plathelminthen (RUIZ-TRILLO et al. 1999, 2002). Die Acoela und Nemertodermatida wurden zwar schon traditionell-morphologisch in einem Taxon Acoelomorpha vereinigt, unerwartet ist aber, dass diese Abstammungsgemeinschaft weit getrennt von den verbleibenden Plathelminthes als früheste Bilaterierlinie ausscheren soll (RUIZ-TRILLO et al. 2002, 2004). Spätere Hox-Gen-Analysen bestätigten diesen Sonderstatus zumindestens für die Acoela (COOK et al. 2004), während für die Nemertodermatida ein entsprechender Test noch aussteht (vgl. Abzweig Acoela/Acoelomorpha in Abb. 1; zu Hox-Genen vgl. unten im Text). Aus dem Vergleich des Hox-Gen-Repertoires von Acoelen und den Vertretern der verbleibenden Plathelminthen ergibt sich eine weitere Präzisierung dieses Polyphylie-Szenarios: Die Acoela weisen demnach eine Art Proto-Hox-Cluster auf, während die übrigen Plathelminthen durch einen eindeutig sekundär reduzierten Cluster charakterisiert sind, demzufolge also über relativ komplexe, wahrscheinlich coelomat-segmentierte Vorformen entstanden (BALAVOINE 1997, 1998).

Hinweise auf einen polymer-coelomaten Vorläufer liefern vor allem vergleichend-entwicklungsgenetische Befunde an Vertretern der drei „klassischen" Polymeria-Gruppen Annelida, Arthropoda und Chordata (bei letz-

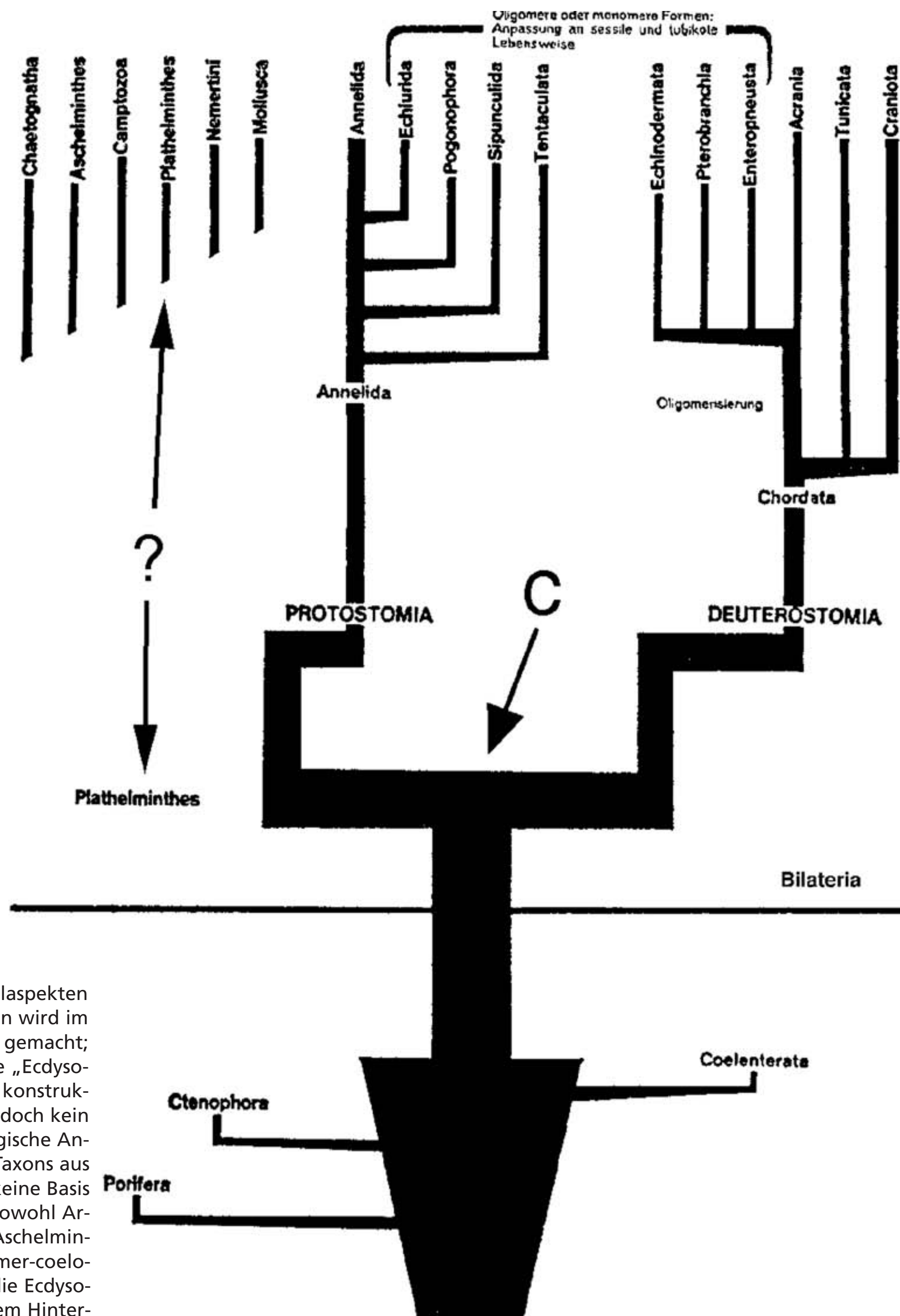


Abb. 2: Die bei GUTMANN (1972) abgebildete, konstruktionsmorphologisch begründete Großphylogenie ist in ihren kladogenetischen und anagenetischen Aussagen hervorragend mit der in Abb. 1 gezeigten „New Animal Phylogeny" vereinbar. Sehr spezifisch stimmen die anagenetischen Aussagen überein: Der letzte gemeinsame Vorläufer der Proto- und Deuterostomier wird als polymer-coelomat rekonstruiert (vgl. Pfeil, „C"), dieser annelidenähnliche Urbilaterier evoluierte allerdings über ein kompaktes, acoelomates Vorstadium. Aus diesem Grunde musste in der Darstellung offen bleiben, ob die Plathelminthes basal abzweigende Bilateria oder sekundär reduzierte Coelomaten sind (vgl. Pfeile, „?"). GUTMANN (1966) sowie BONIK et al. (1977) bevorzugten zunächst eine basale Position der Plathelminthes, während EDLINGER (1995) diese als Nachfahren polymer-coelomater Vorformen rekonstruierte. Die molekularsystematischen Resultate bestätigen heutzutage beide Möglichkeiten: „Plathelminthes" sind kein Monophylum; die Acoela/Acoelomorpha zweigen basal ab, die restlichen Plattwürmer sind hochabgeleitete Protostomier.
Der molekularsystematisch ermittelte Zerfall der Deuterostomia in Ambulacraria und Chordata kann innerhalb des konstruktionsmorphologischen Modelles problemlos nachvollzogen werden; ebenso wird die völlige Abtrennung der Tentaculata von den Deuterostomia bestätigt, was bis vor kurzem zu den umstrittensten Einzelaspekten zählte. Zur Stellung der Arthropoden wird im gezeigten Phylogramm keine Aussage gemacht; die molekularsystematisch ermittelte „Ecdysozoa"-Hypothese ist innerhalb des konstruktionsmorphologischen Modelles jedoch kein Problem, da die traditionell-morphologische Annahme eines exklusiven „Articulata"-Taxons aus Anneliden und Arthropoden hier keine Basis hat. Anzunehmen ist vielmehr, dass sowohl Arthropoden (GRASSHOFF 1981) als auch „Aschelminthen" (GUTMANN 1972, 1989) auf polymer-coelomate Vorläufer zurückzuführen sind; die Ecdysozoa-Hypothese erscheint vor diesem Hintergrund nachvollziehbar (vgl. Abb. 7).

teren: Acrania und Craniota). In diesen drei Linien ist das vergleichsweise umfangreichste Repertoire an Hox-Genen nachgewiesen worden; hierbei handelt es sich um „geclustert" angeordnete sogenannte Selektorgene, welche bei der Ausdifferenzierung der einzelnen Körpersegmente während der Ontogenese eine entscheidende Rolle spielen. Laut BALAVOINE et al. (2002: 369f.) können die Verhältnisse bei Anneliden, Arthropoden und Chordaten am ehesten auf einen gemeinsamen Vorgänger zurückgeführt werden, der einen Cluster von wahrscheinlich mehr als zehn Hox-Genen aufwies (bei einer geringeren Anzahl, wie sie von anderen Autoren vermutet wird, müsste als Zusatzannahme eine mehrfach unabhängige Duplikation einzelner Hox-Gene postuliert werden).

Da auch in Struktur und Funktion von Hox-übergeordneten sogenannten Segmentationsgenen im Laufe der Jahre immer mehr Übereinstimmungen zwischen

den drei klassisch-polymeren Linien festgestellt wurden (vgl. z. B. STOLLEWERK et al. 2003, PRUD´HOMME et al. 2003), ist es konsequent, unter Verweis auf die Rezentformen von einem polymer-coelomaten „Urbilaterier" an der Basis der Proto- und Deuterostomier auszugehen (BALAVOINE & ADOUTTE 2003; siehe Abb. 1). Diese Annahme ist zuletzt auch durch Aufweis entwicklungsgenetischer Ähnlichkeiten bei der ontogenetischen Bildung von Segmenten über eine posteriore Wachstumszone („terminal addition") untermauert worden (JACOBS et al. 2005).

Unter den Annelida kann für diesen Quervergleich bislang nur ein Polychaetenvertreter, nämlich *Platynereis dumerilii*, herangezogen werden (DE ROSA et al. 2005). Insbesondere bei Oligochaeten und Hirudineen sind die genetischen Segmentbildungssysteme nach bisherigen Erkenntnissen weniger konserviert. Dieser Befund erscheint vor dem Hintergrund molekularsystematischer Resultate interpretierbar: Hiernach repräsentieren die Polychaeten basale Anneliden, während Oligochaeten und Hirudineen als stark abgeleitete Annelidenformen gruppieren. Molekularsystematisch wurde zudem festgestellt, dass die Polychaeta – und damit die Annelida insgesamt – keine monophyletische Gruppe darstellen. *Nereis*-artige Polychaeten könnten aufgrund o.g. entwicklungsgenetischer Resultate von DE ROSA et al. (2005) eine basale Linie polymerer Protostomier repräsentieren, während andere Polychaeten-Formen später entstanden. Die Mehrfachentstehung der Annelida/Polychaeta und ihre entwicklungsgenetischen Ähnlichkeiten mit Vertretern der Chordata und Arthropoda sind in widerspruchsfreier Weise nur mit der Hypothese eines polymer-coelomaten Urbilateriers zu erklären, da ansonsten eine vielfach unabhängig entstehende Polymerie in Verbindung mit erstaunlichen entwicklungsgenetischen Konvergenzen angenommen werden müsste.

Außer dieser konsequenten Deutung eines polymer-coelomaten Urbilateriers liegen keine brauchbaren Alternativ-Interpretationen zur Integration der molekularen Daten vor. In Verbindung mit dem o.g. Befund einer früh abzweigenden Acoela/Acoelomorpha-Linie ergibt sich im Lichte der NAP also ein anagenetisches Szenario, in dem die frühesten Bilateria wahrscheinlich unsegmentierte, acoelomate Formen waren, dann allmählich polymer-coelomate Bilaterier evoluierten, und aus diesen wiederum vielfach unabhängig oligomere und monomere sowie pseudocoelomate und acoelomate Linien hervorgingen. Die hauptsächliche Bilaterier-Radiation fand erst mit Erreichen der polymer-coelomaten Organisationsstufen statt, zumindestens dahingehend, dass rezent mit den Acoelomorpha nur noch höchstens zwei Linien das vorangegangene acoelomate Bilateria-Stadium repräsentieren (Abb. 1).

Zu fragen ist, ob dieses kontraintuitive Szenario, welches so gar nicht dem GOETHEwort „gesteigerte Gliederung, gegliederte Steigerung" entspricht, auf morphologischer Ebene nachvollzogen werden kann. Möglich erscheint dies, wenn man einen Vergleich mit den Kernaussagen der Gallertoid-Hydroskelett-Theorie anstellt, denn auch dort wird ein anagenetisches Szenario nach dem Schema acoelomat=> polymer-coelomat=> oligomer-coelomat/acoelomat favorisiert (Abb. 2). Zwar hatte W.F. GUTMANN zum Zeitpunkt des in Abb. 2 vorgelegten Phylogrammes in erster Linie die Deuterostomia von polymer-coelomaten Vorkonstruktionen abgeleitet, während er für viele Protostomia-Linien noch keine detaillierten Rekonstruktionen anbieten konnte (vgl. die noch nicht „angeschlossenen" Linien auf der Protostomia-Seite). Aufgrund der Annahme einer Coelomentstehung an der Basis der Proto- und Deuterostomier musste GUTMANN aber auch alle Protostomier mit eindeutigen Coelomräumen (d.h.sekundären Leibeshöhlen, die von einem Coelothel ausgekleidet sind) als Nachfahren der polymer-coelomaten Urbilaterier deuten. Schwieriger einzustufen war in diesem Modell die phylogenetische Position von Protostomiern mit kompakt-acoelomater Organisation. Der Fall der Plathelminthes ist hier besonders interessant: Diese sind als einzige Linie in Abb. 2 zweimal eingetragen, und zwar sowohl als hochabgeleitete Formen, welche von polymer-coelomaten Vorläufern abstammen, als auch sehr basal, d.h. von einem kompakten Vorstadium abzweigend. W.F. GUTMANN (1966) hatte letztere Plathelminthes-Interpretation bevorzugt, auch BONIK et al. (1977b) vertraten sie noch. EDLINGER (1995) wies dies allerdings zurück und leitete die Plathelminthen-Konstruktion von polymer-coelomaten Vorläufern ab. Laut EDLINGER ist die Ableitung der Plathelminthen-Konstruktion von kompakten, wenig differenzierten Vorformen (den hypothetischen Gallertoiden) aufgrund verschiedener Probleme nicht durchzuführen. Beispielsweise sei die Entstehung des Protonephridialsystems in diesem Fall nicht nachvollziehbar, und außerdem könne „(...) der Übergang von gallertgestützten Vorläufern zu teilweise parenchymatisch gepolsterten und mit Darmsäcken versehenen Formen (...) nicht begründet und in einem Modell vorgeführt werden" (EDLINGER 1995: 308). Interessanterweise sind die Acoelomorpha von diesen Argumenten aber nicht betroffen: Sie sind die einzige Plathelminthengruppe ohne Nephridialsystem, haben kein verzweigtes Darmsystem und kein typisches Stützparenchym.

Vor dem Hintergrund des aktuellen molekularsystematischen Resultates kann deshalb festgestellt werden, dass sowohl die o.g. Einschätzungen von W.F. GUTMANN (1966) und BONIK et al. (1977b), als auch jene von EDLINGER (1995) sehr begründet waren: Erstere nahmen

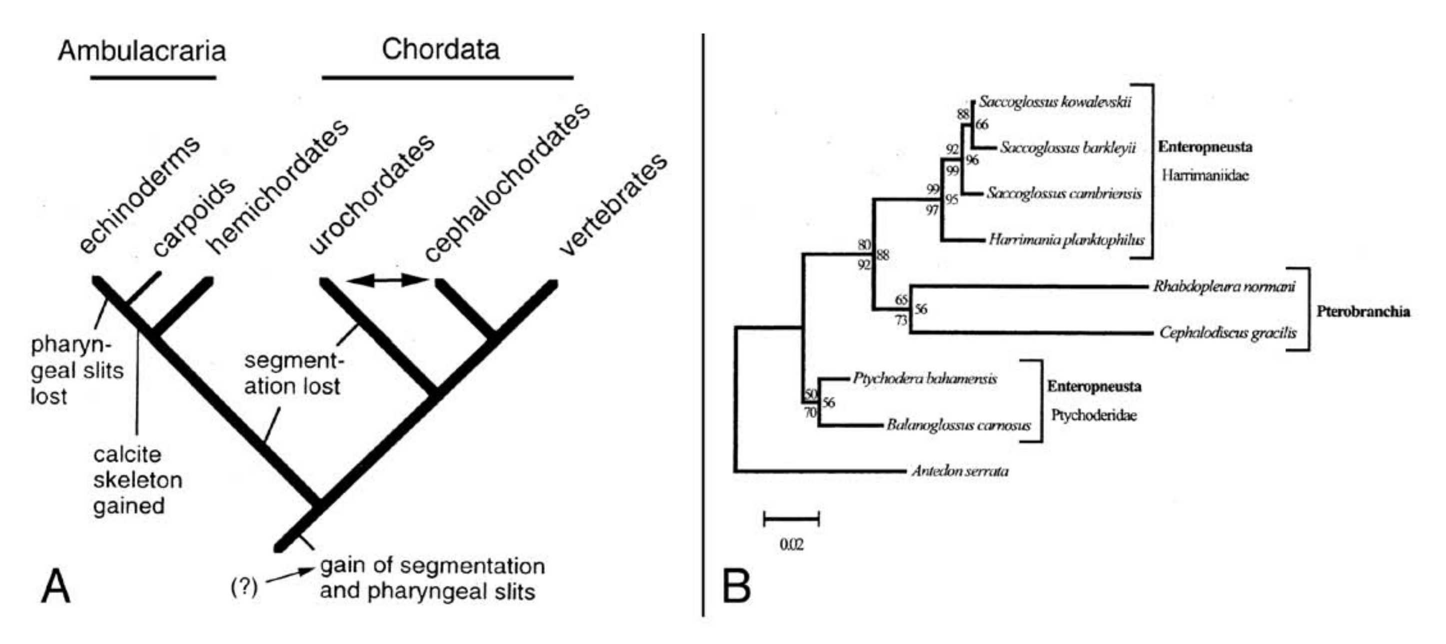
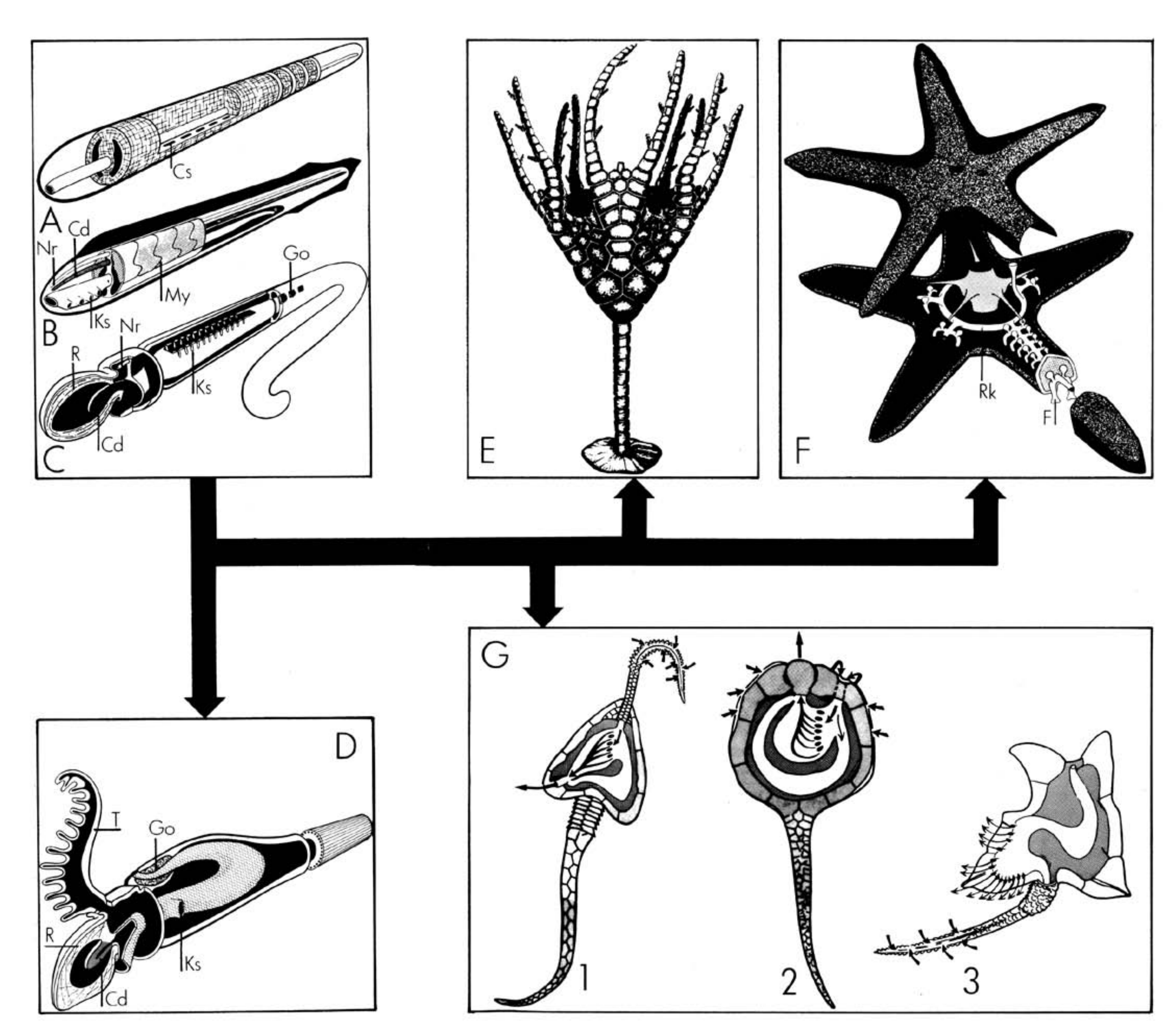


Abb. 3: Kladogenetische und anagenetische Aspekte der „neuen", molekularbiologisch ermittelten Deuterostomia-Phylogenie.
A – Merkmals-"mapping" auf die molekularsystematisch abgesicherte Chordata-Ambulacraria-Dichotomie (leicht ergänzt aus: GEE 2001). An der Basis der Deuterostomia sind demnach Segmentierung und Kiemenspalten vorhanden. GEE stellt dies als Apomorphie („gain") dar; für das Merkmal Segmentierung verstärkten sich aber später Plesiomorphie-Hinweise (wie in Abb. 1 gezeigt), so dass hier ein „(?)" eingefügt wurde. In jedem Fall lautet die Konsequenz, dass die Körpersegmentierung bei den Ambulacraria und Tunicata (hier: „urochordates") sekundär verloren gegangen sein müsste. Kiemenspalten würden auf dem Weg zu den Echinodermen reduziert; die nur fossil bekannte Echinodermengruppe der Stylophora (hier: „carpoids") weist dieses Merkmal allerdings noch auf (siehe auch Abb. 4G).
Mit einem Doppelpfeil sind die Tunicata und Acrania markiert, da nach dem neuesten molekularsystematischen Stand die Acrania (hier: „cephalochordates") die basale Chordata-Linie sind. Bei Annahme eines segmentierten, acranierartigen Urdeuterostomiers wäre diese Repositionierung der Acrania unproblematisch, die Tunicata wären dann in jedem Fall als stark modifizierter Seitenzweig zu betrachten.
B – Molekularsystematik der Hemichordata (aus CAMERON et al. 2000, leicht korrigierte Version von DOHLE 2004). Nach den Ergebnissen von CAMERON et al. handelt es sich bei den Pterobranchia um eine Innengruppe der Enteropneusta (Maßstab für Kimura-2-Parameter-Distanzen, unterschiedliche Bootstrap-Werte aufgrund verschiedener Algorithmen). Entgegen einer Mehrzahl traditionell-morphologischer Vorstellungen geht man daher verstärkt von einem enteropneustenartigen Vorläufer der Pterobranchier aus. Auch für basale Ambulacraria vermutet man eine enteropneustenartige Organisation; folglich sind nicht nur die Pterobranchier, sondern auch die Echinodermen hochabgeleitete statt basale Deuterostomier.

die basale Einordnung der Acoela/Acoelomorpha vorweg, letzterer die Einordnung der restlichen Plathelminthes als hochabgeleitete Coelomaten. Das in Abb. 2 gezeigte „Kompromissschema" von W.F. GUTMANN (1972) stimmt bereits aufgrund seiner Doppelinterpretation der Plathelminthes und der Forderung eines polymer-coelomaten Vorläufers für Proto- und Deuterostomier genauer mit dem anagenetischen Szenario der NAP überein als andere morphologisch begründete Großphylogenien (wegen anderer Deutungen vgl. vorletzter Abschnitt dieses Artikels).

Kladogenetische Aspekte der NAP: Neueinteilungen der Protostomia und Deuterostomia

Für die Radiation des polymer-coelomaten Urbilateriers wurden molekularsystematisch je zwei Hauptlinien bzw. Superphyla der Proto- und Deuterostomia ermittelt (vgl. Nr.1-4 in Abb. 1). Die Aufteilung der Protostomia in die beiden neuen Superphyla Ecdysozoa und Lophotrochozoa erregte dabei weitaus mehr Aufsehen als die Aufteilung der Deuterostomia in die Superphyla Ambulacraria und Chordata, da für die neue Deuterostomia-Genealogie morphologische Vorgängermodelle benennbar sind, während dies für die Ecdysozoa/Lophotrochozoa-Unterteilung nicht der Fall ist. Die Ecdysozoa – eine Vereinigung von Arthropoda sensu lato und 4-5 ehemaligen „Aschelminthen"-Linien, deren Vertreter sich periodisch häuten – bedeuten außerdem einen Konflikt mit der weithin anerkannten Articulata-Hypothese, also der nahen Verwandtschaft von Arthropoden und Anneliden. In der anhaltenden Diskussion um die Validität der NAP spielt daher die „Ecdysozoa versus Articulata"-Frage eine zentrale Rolle, die Lophotrochozoa haben eher Restgruppencharakter. Die Bilateria-Genealogie der NAP wird in der Folge meist als trifurkat dargestellt (Ecdysozoa, Lophotrochozoa, Deuterostomia). Innerhalb dieser drei Großgruppen sind bisher nur relativ wenige Schwestergruppenverhältnisse solide abgesichert, so dass sich Vergleichsmöglichkeiten mit morphologischen Vorgängermodellen schnell erschöpfen. Bemerkenswert ist allerdings, dass hier bislang kaum Widersprüche zu traditionell-morphologischen Hypothesen auftauchen. Innerhalb der Ecdysozoa wurde molekularsystematisch z. B. ein Nematoda+Nematomorpha-Taxon, sowie ein Kinorhyncha+Priapulida-Taxon ermittelt, innerhalb der Lophotrochozoa Phoroni-



da+Brachiopoda und Rotifera+Acanthocephala; jeweils in Übereinstimmung mit morphologisch begründeten Erwartungen. Als Zwischenfazit lässt sich für die Protostomia festhalten, dass die starke Fokussierung auf das Ecdysozoa-Problem berechtigt ist, da hier der schwerste Widerspruch zu vorangegangenen Großphylogenien auftritt.

Bei den Deuterostomiern ist der Fall etwas komplizierter und soll daher im folgenden en detail untersucht werden. Wie bereits gesagt, stellt die Unterteilung in Ambulacraria und Chordata (Abb. 3A) kein übermäßiges Problem dar, obwohl es historisch betrachtet nur eine Minderheitsmeinung repräsentiert (die Bezeichnung Ambulacraria für Echinodermata + Hemichordata wurde 1881 von METSCHNIKOFF eingeführt, seitdem aber kaum mehr benutzt). Sehr unerwartet war dagegen der Befund von CAMERON et al. (2000), wonach Pterobranchia eine

Abb. 4: Echinodermen als hochgradig abgewandelte Chordaten (aus: BONIK et al. 1978, ausführliche Erklärung dort). Gehen schlängelschwimmende Chordaten (A, B) dazu über, sich wie die rezenten Acranier in das Sediment einzuwriggeln, so ergeben sich aus den neuen Anforderungen der sedentären Lebensweise neue evolutive Optionen. Eine davon ist das Graben mittels eines „Grabrüssels", dieser Schritt wurde beim Übergang zu den Enteropneusten realisiert (C). Die gezeigte Reduktion der Polymerie bei Beibehaltung der Kiemenspalten (Ks) ist auch in der schematischen Darstellung bei BALAVOINE & ADOUTTE (2003) enthalten (vgl. Abb. 1). Von den Enteropneusta sind einerseits die Pterobranchia ableitbar (D), aus dem Übergangsbereich Enteropneusta-Pterobranchia aber auch die Echinodermata (E-G). Dieses Abzweigen muss dahingehend aus einem enteropneustenähnlichen Stadium erfolgt sein, als wahrscheinlich noch relativ viele Kiemenspalten vorhanden waren: Rezente Echinodermen (z. B. Crinoiden, E, oder Asteroiden, F) zeigen dieses Merkmal zwar nicht, dafür aber die fossilen Stylophora bzw. Carpoidea (G). Letzteres entspricht der Merkmalszuweisung in Abb. 3A.

Innengruppe der Enteropneusta sind (Abb. 3B). Dieses Resultat zur Kladogenese der Hemichordata führt zu einer neuen Sicht auf deren Anagenese, aber auch auf die Anagenese der Deuterostomia insgesamt (zum Verhältnis Kladogenese –Anagenese vgl. ferner den Artikel von M. GUTMANN et al. im vorliegenden Band).

Zur Anagenese der Deuterostomia

Die molekularsystematisch ermittelte Hemichordata-Genealogie in Abb. 3B impliziert, dass Pterobranchier aus enteropneustenartigen Vorformen hervorgingen. Damit wird allerdings die traditionell-morphologisch bevorzugte Lesrichtung Pterobranchia => Enteropneusta auf den Kopf gestellt. Ein in den Lehrbüchern häufig anzutreffendes Schema war die Herleitung der Pterobranchier aus phoronidenartigen Tentakulaten, aus diesem „Archicoelomaten"-Abzweig sollten sämtliche Deuterostomier hervorgehen. Die NAP zerstört diese Hypothese nicht nur hinsichtlich der o.g. hochabgeleiteten Stellung der Pterobranchier, sondern auch dadurch, dass die Tentaculata keine Deuterostomier sind, sondern weit entfernt bei den Lophotrochozoa gruppieren. Aus dieser Genealogie muss geschlossen werden, dass der Lophophorapparat der Tentaculata nichts mit dem Filtrierapparat der Pterobranchier zu tun hat (HALANYCH 1996). Genau dies hatte auch W.F. GUTMANN (1972, 1973) aufgrund seiner Protostomier-Einordnung der Tentaculata betont (mehr zu den traditionell als sehr problematisch empfundenen Tentaculata, sowie zu den „Archicoelomata", im weiter unten folgenden Protostomia-Abschnitt). Eine weitere problematische Gruppe, welche häufig bei den Deuterostomia eingeordnet wurde, sind die Chaetognatha. Dies wurde molekularsystematisch widerlegt, Chaeotognatha gruppieren außerhalb der Deuterostomia (PAPILLON et al. 2004), wie auch bei W.F. GUTMANN (1972) angegeben (vgl. Abb. 2).

Ferner ist der Sonderfall der plattwurmartigen Form *Xenoturbella bocki* anzusprechen, welche molekularsystematisch einen basalen Abzweig der Ambulacraria darstellt (BOURLAT et al. 2003). Auf konstruktionsmorphologischer Basis wurde *Xenoturbella* bislang nicht eingeordnet. Es steht aber fest, dass *Xenoturbella* in diesem Fall eine hochabgeleitete Form – ausgehend wahrscheinlich von enteropneustenartigen Vorläufern – darstellen müsste. Auf merkmalsmorphologischer Basis wurde eine Nähe zu den Enteropneusten schon früher postuliert, allerdings kann erst vor dem Hintergrund der neuen molekularen Daten ein Lesrichtungsentscheid angegeben werden. Die Organisation von *Xenoturbella* hat demnach wohl nichts mit jener der basalen Deuterostomier zu tun, da basale Deuterostomier nach entwicklungsgenetischen Daten von GERHART et al. (2005) einem gemeinsamen Chordaten-Enteropneusten-Vorfahren entsprechen. Bei *Xenoturbella* handelt es sich demzufolge um keine Zwischenform zwischen Proto- und Deuterostomiern, wie manchmal vermutet wurde, sondern um einen hochspezialisierten Seitenzweig.

Verlässt man den „Ambulacraria-Ast" in Abb. 3A und wendet sich den Chordata zu, so ist ebenfalls ein genealogisches Problem auszumachen, welches bedeutende Rückwirkung auf anagenetische Hypothesen hat. Es geht hier um das lange Zeit unklare Verhältnis der drei Chordata-Linien Tunicata, Acrania und Craniota. Merkmalsmorphologisch bestand hier kaum Zweifel darüber, dass die Acrania und Craniota Schwestergruppen sein müssten. DOHLE (2004) schlug für dieses Taxon das Nomen „Myomerata" vor, welches die evolutiven Neuerwerbungen angeblich am besten ausdrücken soll. Erste molekularsystematische Untersuchungen bestätigten eine Acrania+Craniota-Klade (z. B. CAMERON et al. 2000), doch mittlerweile hat sich die Lage geändert: Offenbar bilden Tunicata + Craniota eine Schwestergruppe, während die Acrania der basale Chordata-Abzweig sind (ODA et al. 2002, 2005; PHILIPPE et al. 2005, DELSUC et al. 2006). Diese unerwartete Trennung der Acrania und Craniota ist auf morphologischer Basis eigentlich nur nachvollziehbar, wenn man einen bereits acranierartig-segmentierten Ur-Chordaten annimmt; das Chorda-Myomeren-System müsste dann bei den Tunicata sekundär verloren gegangen sein. Ein solches anagenetisches Szenario, in dem die Tunicata eine hochgradig modifizierte Seitenlinie repräsentieren, lässt sich mittlerweile auf genetischer Basis untermauern. Beispielsweise ist bei Tunicaten der Hox-Cluster nicht nur sekundär reduziert, sondern auch räumlich aufgelöst (SPAGNUOLO et al. 2003). Es kommt jedoch noch zu einer relikthaften kolinearen Hox-Expression bei der Ausdifferenzierung des Ruderschwanzes von Copelaten und Ascidien-Larven (IKUTA et al. 2004, SEO et al. 2004). Diese Resultate können vor dem Hintergrund der Urpolymeria-Hypothese problemlos integriert werden, die Verhältnisse bei den Tunicaten repräsentieren eine Degeneration des Hox-Clusters bzw. seiner ursprünglichen Funktion im Dienste des Segmentaufbaues (die Chorda von Ascidien-Larven und Copelaten wird nicht mehr von serial angeordneten Myomerenblöcken, sondern infolge der starken Verzwergung nur noch von einzelnen Myocyten umgeben). Außerdem stellen Tunicaten auch auf genomischer Ebene einen Fall von starker Reduktion dar, was ihren Status als Seitenlinie unterstreicht (HUGHES & FRIEDMAN 2005). Die lange vertretene „Larvenschwanzhypothese", derzufolge Acrania und Craniota aus neotenen Ascidien-Larven hervorgingen, kann mit diesen Befunden endgültig ad acta gelegt werden. Vollauf bestätigt wird hingegen die im Hydroskelett-Modell anzunehmende Tunicata-Interpretation (W.F. GUTMANN 1975, vgl. auch Abb. 5 Nr.1,2).

Neue Deuterostomia-Phylogenie und Deutung des Fossilbefundes: Vetulicolia und Stylophora als Beispiele

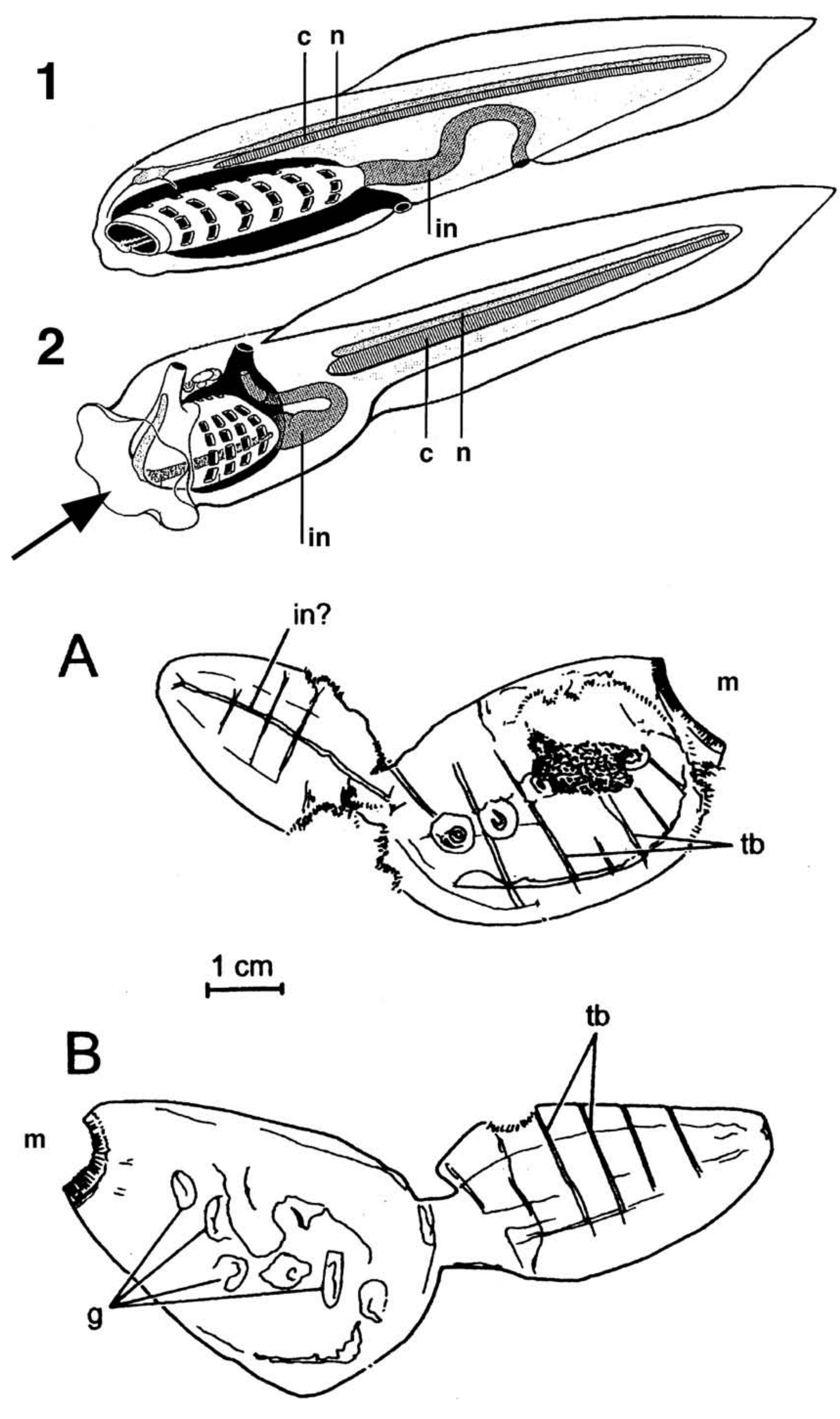
Das von traditionellen Schemata stark abweichende Szenario zur Deuterostomia-Anagenese wirkt sich auch auf die Interpretation des Fossilbefundes aus. Zwei Beispiele seien hier genannt, die aus kambrischen Schichten bekannten Stylophora und Vetulicolia (Abb. 4G, Abb. 5 A, B). Die Stylophora wurden bereits zu Anfang des 20. Jh. als Echinodermen mit Kiemenspalten interpretiert und daher als Bindeglied zwischen Echinodermen und „höheren" Deuterostomiern bzw. Chordaten gesehen. Bis in neuere Zeit vertrat JEFFERIES (2001) diese Hypothese als „Calcichordaten-Konzept"; der schwanzartige Anhang (Stele) der Stylophora wurde hier als vortrieberzeugendes Organ mit Chorda/Myomerensystem gedeutet. Diese Auffassung ist in den letzten Jahren aber so gut wie unhaltbar geworden; der Befund weist insgesamt darauf hin, dass die Stylophora einen hochspezialisierten Seitenzweig auf dem Evolutionsweg zu den Echinodermen darstellen. GEEs (2001) Merkmalsmapping auf die Deuterostomia-Molekularphylogenie (Abb. 3A) deutet dies bereits an, da es in diesem Schema am einfachsten erscheint, die Echinodermen von Hemichordaten-Vorläufern herzuleiten, die die ursprüngliche Körpersegmentierung bereits aufgelöst haben. JEFFERIES (2001) argumentierte zwar, dass man in diesem Szenario auch einen als „segmentiert" aufgefassten Calcichordatenvertreter an die Basis der Deuterostomia stellen könnte, demnach würde die Segmentierung vom Chorda-Myomerensystem der Stele ausgehen. Untersuchungen exzellent erhaltener Stylophoren-Fossilien durch CLAUSEN & SMITH (2005) lieferten aber keine Hinweise auf ein Chorda-Myomerensystem in der Stele, stattdessen scheint diese einen Hohlraum zu beherbergen, welcher von CLAUSEN & SMITH als Metacoel interpretiert wurde. Eine solche Metacoel-Interpretation legt die Ableitung von einem hemichordatenartigen Vorfahren nahe, was – neben einigen traditionellen Modellen – auch der konstruktionsmorphologischen Interpretation durch BONIK et al. (1978) entspricht (Abb. 4E-G).

Anhand des konstruktionsmorphologischen Szenarios können ferner die z.Z. als hochproblematisch angesehenen Vetulicolia-Fossilien in sehr konkreter Weise eingeordnet werden (Abb. 5). Die Vetulicolia wurden aufgrund des Merkmales „Kiemenspalten" als Deuterostomier eingestuft, über die genaue Position herrscht jedoch Unklarheit (LACALLI 2002). Zieht man die weiter oben gesammelten Argumente heran, nach denen es sich bei Tunicaten um eine hochspezialisierte Deuterostomia-Seitengruppe handelt, in der eine ancestrale Segmentierung verloren ging, so ist nach „missing links" zwischen segmentierten Vorformen und den heutigen Tunicaten-Konstruktionen zu fragen. In W.F. GUTMANNs (1975) schrittweise durchgeführter Überleitung von pelagischen, acranierartigen Chordaten zu sessil-filtrierenden Tunicaten werden solche Zwischenformen gezeigt (Abb. 5 Nr. 1, 2). Die Vetulicolia lassen sich offensichtlich dem Stadium in Abb. 5 Nr. 2 zuordnen. Dies beinhaltet allerdings eine Re-Interpretation bestimmter Merkmale, wie sie in Abb. 5 Nr. A, B aufgeführt sind (vgl. Legende zur Abbildung). Es würde sich lohnen, die Vetulicolia-Fossilien unter diesem Aspekt zu re-examinieren, beispielweise, ob die im konstruktionsmorphologischen Modell dargestellten Ingestions- und Egestionsöffnungen bei den Fossilien nachweisbar sind.

Zur Neueinteilung der Protostomia: Der Status der Tentaculata und das Ecdysozoa-Problem

Das in Abb. 1 dargestellte Szenario eines polymeren Urbilateriers wird z.Z. von vielen Morphologen als unrealistisch angesehen, da besonders bei den Protostomiern ein vielfacher Verlust der Merkmale Segmentierung/Coelom zu fordern wäre (während bei den Deuterostomiern eine ancestrale Segmentierung nur in zwei Linien verloren ginge, wie oben ausgeführt). Speziell diesem Problem ist die „Hydroskelett-Theorie" von W.F. GUTMANN (1972) gewidmet, da hier auf konstruktionsmorphologischer Basis konkrete Begründungen für die vielfache Reduktion der ancestralen Coelo-Polymerie angeboten werden können. Dabei handelt es sich primär um biomechanische Begründungen, also eine Argumentation auf strikt physikalisch-kausaler Grundlage, während heutzutage unter dem Einfluss der kladistischen Methode überwiegend mit Parsimoniekalkulationen gearbeitet wird. Beispielsweise erachten DOHLE (2004), SCHMIDT-RHAESA (2004) sowie WESTHEIDE & RIEGER (2004) das in Abb. 1 gezeigte Szenario nur deshalb als unwahrscheinlich, weil in vergleichsweise mehr Stämmen die Segmentierung reduziert statt erhalten werden müsste. Da diese Autoren auf die Organisation und Lebensweise der betreffenden Stammlinienvertreter mit reduzierter Segmentierung nicht weiter eingehen (zu beachten wären hier z. B. Verzwergung, sessilfiltrierende Lebensweise usw.), d.h. auf morphologischer Ebene keine Begründungen für den Verlust der Segmentierung gesucht werden, handelt es sich letztendlich um ein reines Abzählverfahren. Es ist diese „konstruktionsblinde" Phylogenetik, welche W.F. GUTMANN (1972) mit der Hydroskelett-Theorie zu überwinden versuchte; die außerordentliche Kongruenz zwischen seinen Resultaten und der NAP sollte Anlass genug sein, konstruktionsmorphologischen Begründungen erneuerte Aufmerksamkeit zu schenken. Nicht zuletzt ist

Abb. 5: Konstruktionsmorphologische Ableitung der Tunicata als Hintergrundmodell zur Einordnung der problematischen Vetulicolia-Fossilien (aus: GUTMANN 1975, LACALLI 2002, Beschriftung jeweils vereinfacht). Nr.1, 2–Ausgehend von pelagischen, acranierartigen Vorformen rekonstruierte GUTMANN (1975) die Tunikatenkonstruktion als hochspezialisierten Seitenzweig der Deuterostomier. Die beiden Abbildungen zeigen hypothetische Zwischenformen, bei denen besonders die Vergrößerung und Umorganisation des Peribranchialraumes sowie die Verlagerung des Darmes (in) zu beachten sind (c=Chorda, n=Neuralrohr, Pfeil=Anheftungsstruktur für temporäres Festheften am Substrat). Nr. A, B– Zwei Exemplare der Vetulicolia-Fossilien, die aufgrund der Kiemenspalten (g) meist als Deuterostomia incerta sedis eingestuft werden. Nach dem konstruktionsmorphologischen Modell entsprechen sie am ehesten der in Nr.2 gezeigten Konstruktion. Demzufolge würde es sich bei dem vermeintlichen Darm (in?) im Schwanzbereich um die Chorda handeln, bei den transversalen Muskeln (tb) im Schwanzbereich um ein Myomerensystem, und bei dem vermeintlichen Mund (m) um die Anheftungsstruktur des Proto-Tunikaten.



zu vermerken, dass der evolutive Übergang von polymer-coelomaten zu oligomer-coelomaten oder acoelomaten Formen durch zahlreiche Annelida-Rezentbeispiele in unzweifelhafter Weise aufgezeigt und hinsichtlich der jeweiligen konstruktiven Begründungen auf zahlreiche Protostomia-Formen übertragen werden kann. Erwähnt werden muss an dieser Stelle auch die molekularsystematische Verlagerung einiger ehemals als eigene Phyla aufgefasster Formen in die „Annelida"-Linien. Die Eingliederung der Echiurida und Pogonophora in die Annelida wurde dabei weniger kontrovers aufgenommen als noch zum Zeitpunkt der in Abb. 2 gezeigten Phylogenie; überraschender war sicherlich die entsprechende Repositionierung der Sipunculida, auf die BLEIDORN et al. (2006) nach mtDNA-Vergleichen schließen mussten. Abb. 2 ist zu entnehmen, dass dieses Resultat ebenfalls bei W.F. GUTMANN 1972 vorweggenommen ist – eine Deutung, die damals nur bei wenigen Sipunculidenbearbeitern Anerkennung fand (z. B. KONOPKA 1978) und nunmehr als weitere spezifische Bestätigung des konstruktionsmorphologischen Modelles zu bewerten ist.

Die für das System der Protostomia wichtigsten Übereinstimmungen können indes anhand der beiden „Grundsteine" der NAP hervorgehoben werden, nämlich der Einordnung der Tentaculata als hochabgeleitete Protostomier, sowie der Überwindung der klassischen Articulata-Hypothese durch die Ecdysozoa-Hypothese. Wie weiter oben bereits erwähnt, wurden Tentaculata (Phoronida, Brachiopoda und Bryozoa) traditionell-morphologisch häufig als Deuterostomia eingestuft, oder als basaler Formenkreis, aus welchem pterobranchierähnliche frühe Deuterostomier hervorgegangen sein sollen. Die NAP zerstört diese Ansicht, da Tentaculata weit entfernt von den Deuterostomia bei den Lophotrochozoa gruppieren (HALANYCH et al. 1995, HALANYCH 1996). Aufgrund ihres reduzierten Hox-Gen-Repertoires stufte DE ROSA (2001) die Brachiopoda als hochabgeleitete Formen ein, die von polymeren Vorläufern abstammen, ihre Segmentierung also sekundär verloren haben müssen. Wie aus Abb. 1 ersichtlich, folgten BALAVOINE & ADOUTTE (2003) später dieser Interpretation, wobei sowohl DE ROSA als auch BALAVOINE & ADOUTTE sich explizit auf die konstruktionsmorphologische Brachiopoden-Ableitung von W.F. GUTMANN et al. (1978) als morphologisches Hintergrundszenario berufen.

Die Brachiopoden- und Phoroniden-Ableitung von W.F. GUTMANN (1972, 1973) stand in scharfem Gegensatz zur seinerzeit im deutschen Sprachraum vorherrschenden Archicoelomaten-Theorie (vgl. ULRICH 1973). Nach der Archicoelomaten-Theorie wären Tentakulaten als Repräsentanten basaler, trimer-coeomater Bilaterier aufzufassen. GUTMANN stellte diese Theorie primär aus konstruktionsmorphologischen Überlegungen heraus in Frage, verwies aber auch darauf, dass die angebliche Trimerie der Tentaculata kaum mit den Fakten vereinbar ist, da insbesondere ein in diesem Fall zu fordernder anteriorer Coelomraum, das Protocoel, nie sicher nachgewiesen wurde. Als direkte Reaktion auf diesen Einwand versuchte SIEWING (1974), anhand elektronenmikroskopischer Befunde ein Protocoel bei Phoroniden nachzuweisen, d.h. einen mit einem Coelothel ausgekleideten Hohlraum im Phoroniden-Epistom. SIEWING zeigte allerdings nur Ausschnitte dieses angeblichen (laut SIEWING ebd. S. 288 „abgewandelten") Coelothels; seine Befunde wurden von GUTMANN & BONIK (1979: 351) denn auch nicht als Nachweis eines Protocoels anerkannt.

Es ist erstaunlich zu sehen, dass die von SIEWING in entscheidender Weise beförderte Ansicht einer Trimerie der Tentaculata bis heute in vielen Lehrbüchern bestand hat, obwohl sie von Anfang an in wenig überzeugender Weise entwickelt wurde. Elektronenmikroskopische Nachuntersuchungen von BARTOLOMAEUS (1993, 2001) konnten kein Vorhandensein eines Protocoels bestätigen. BARTOLOMAEUS (2001) betonte dieses Resultat insbesondere, nachdem sich molekularsystematisch keine nähere Verwandtschaft der Tentaculata und Pterobranchia/Deuterostomia nachweisen ließ (unter anderem in Bezug auf die zwischen ULRICH 1973 und W.F. GUTMANN 1973 geführte Debatte zum Archicoelomatenproblem, wobei BARTOLOMAEUS allerdings in keiner Weise auf den Beitrag GUTMANNs eingeht). Wenn JENNER (2006) die letzten elektronenmikroskopischen Untersuchungen von GRUHL et al. (2005) zum nicht vorhandenen Protocoel der Phoronida als merkmalsmorphologische Unterstützung der NAP ausgibt, so muss jedenfalls festgestellt werden, dass eine ausführliche morphologische Begründung dieser Tentaculata-Neueinordnung in den gut dreißig Jahre alten Arbeiten von GUTMANN enthalten ist. In der momentanen Situation ist es bedauernswert, dass fundamentale ältere Arbeiten in dieser Weise übersehen werden, denn ihr potentieller Wert zum Verständnis der NAP ist gar nicht hoch genug zu veranschlagen.

Die Einstufung der Tentaculata als hochabgeleitete Protostomier ist eine sehr spezifische Position der Hydroskelett-Theorie, wie besonders WILLMER (1990) in dem Einleitungskapitel ihres Lehrbuches hervorhebt. Zwar leitete auch HADZI (1963) die Tentaculata von polymer-coelomaten, annelidenähnlichen Vorläufern ab, bei HADZI gehen die Polymeria jedoch aus einer diversen Ameria-Radiation hervor, die auch die Nonbilateria-Phyla einschließen soll. Speziell in diesem letzteren Punkt ist HADZIs Großphylogenie als widerlegt anzuse-

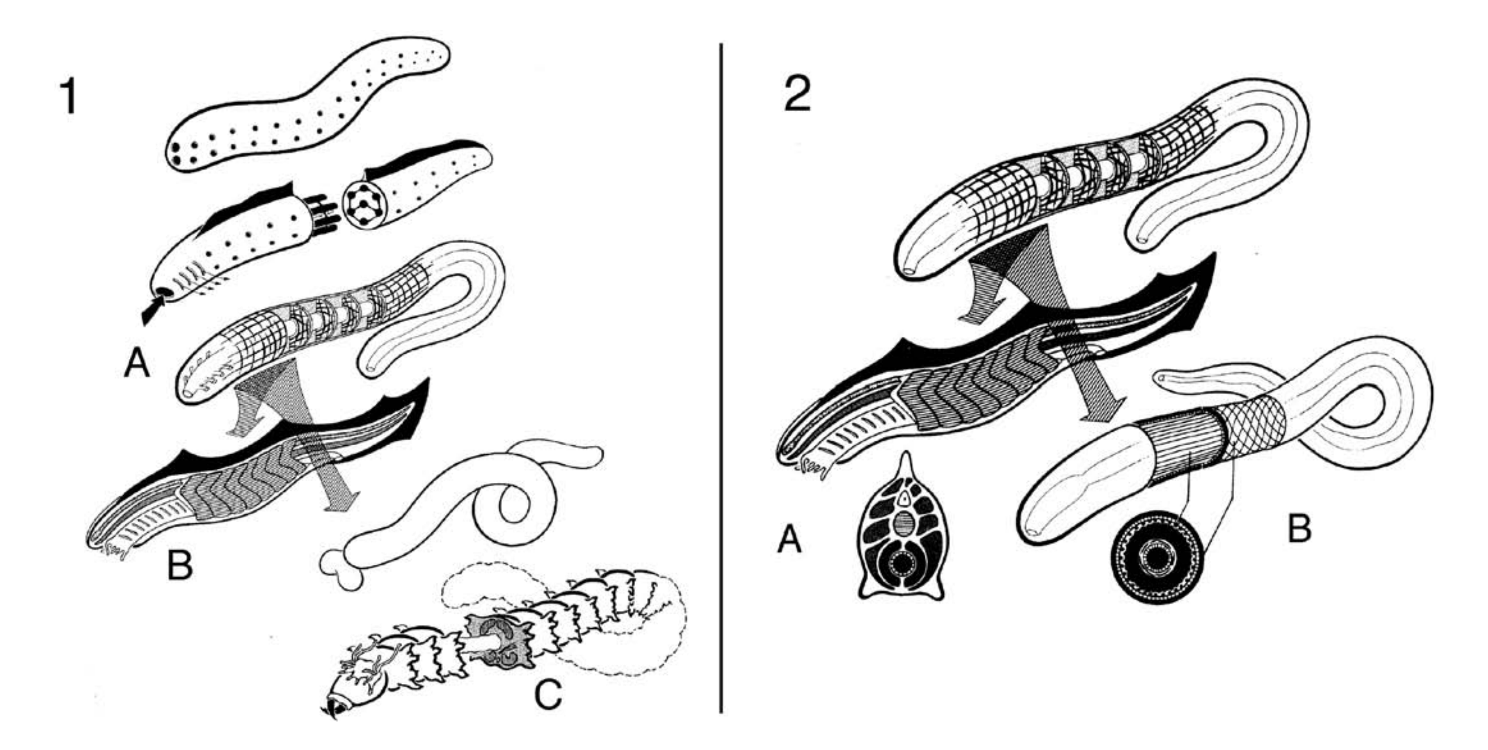


Abb. 6: Konstruktive und ökologische Grund-Optionen eines schlängelschwimmenden, polymer-coelomaten Urbilateriers als Modell für die molekularsystematische Einteilung der Bilateria in Deuterostomia, Lophotrochozoa und Ecdysozoa. Nr.1– Die konstruktive Auseinanderentwicklung der Deuterostomier und Protostomier (aus: W.F. GUTMANN 1997). 1A– Die in einem Übergangsstadium vielfach kanaldurchzogenen Urbilaterier nahmen wahrscheinlich eine schwimmend-filtrierende bzw. partikelfressende Lebensweise wahr . 1B-Eine Optimierung der filtrierenden Lebensweise besteht in der Ausbildung eines relativ starren Mundreusen-Systems; diese Option wird besonders von pelagischen, lateral undulierenden Formen wahrgenommen (acranierartigen „Urdeuterostomiern", vgl. auch Nr.2A) 1C–Bei bodennah lebenden Formen wird die Partikel-Aufnahme aus dem Substrat zunehmend durch Ausbildung eines ausstülpbaren Mundbereiches bewerkstelligt; das laterale Schlängeln wird durch Ausbildung von Parapodien optimiert. Diese polychaetenähnliche Konstruktion kennzeichnet die frühen Protostomier. Offensichtlich nimmt das konstruktionsmorphologische Modell die bei BALAVOINE & ADOUTTE (2003) gezeigten Urprotostomier und Urdeuterostomier vorweg (siehe Abb. 1). Nr.2-Prinzipielle Optionen der Längenkonstanzsicherung in lateral schlängelnden, polymer-coelomaten Urbilateriern (aus: GUTMANN 1988). Die für effektives Schlängelschwimmen erforderliche Längenkonstanzsicherung muss bei der in Nr.1 gezeigten Auseinanderentwicklung von Proto- und Deuterostomiern erhalten bleiben. Hier sind zwei technische Lösungen realisiert worden, die interne und externe Formsicherung: erstere durch Entstehung einer Chorda dorsalis (A), letztere durch Entstehung einer körperübergreifenden Cuticula (B). Die Cuticula-Option wird bereits bei den in Nr.1C gezeigten polychaetenartigen Urprotostomiern wahrgenommen, Nr.2B zeigt den konstruktiven Extremfall bei verdickter Cuticula: Die Entstehung der Schlauchwurmkonstruktion (Details hierzu in Abb. 7).

hen, die einzigen Ameria-Repräsentanten, welche vor den Polymeria ausscheren, sind unter den ehemaligen Plathelminthes zu suchen (mehr zu HADZIs System im folgenden Abschnitt).

Insgesamt sind im Verlauf des vorliegenden Artikels die relevantesten Übereinstimmungen zwischen Hydroskelett-Theorie und NAP (1) für die Basis der Bilateria, (2) die Deuterostomia und (3) die Lophotrochozoa ausgemacht worden (bei letzteren speziell hochderivierter Status der Tentaculata und Plathelminthes excl. Acoela/Acoelomorpha, sowie Polyphylie der Annelida). Demzufolge fehlt nur noch eine konstruktionsmorphologische Interpretation der Ecdysozoa, und auch diese erscheint innerhalb des Hydroskelettmodelles auf problemlose Weise möglich (Abb. 6, Abb. 7).

Nach dem bisher gesagten ist zunächst naheliegend, dass im Rahmen der Hydroskelett-Theorie kein exklusives Annelida+Arthropoda-Taxon postuliert wird, da die angeblichen Synapomorphien dieses klassischen Articulata-Taxons, wie Polymerie und Teloblastie, auf den polymer-coelomaten Urbilaterier zurückzuführen sind. Trotzdem wurden die Arthropoda konstruktionsmorphologisch von polychaetenartigen Vorkonstruktionen abgeleitet (GRASSHOFF 1981, vgl. Abb. 7), wie es auch im Rahmen der traditionell-morphologischen Articulata-Hypothese meist der Fall ist. Eine Deutungsmöglichkeit für die Ecdysozoa-Hypothese ergibt sich, wenn man berücksichtigt, dass konstruktionsmorphologisch betrachtet auch die „Aschelminthen"-Konstruk-

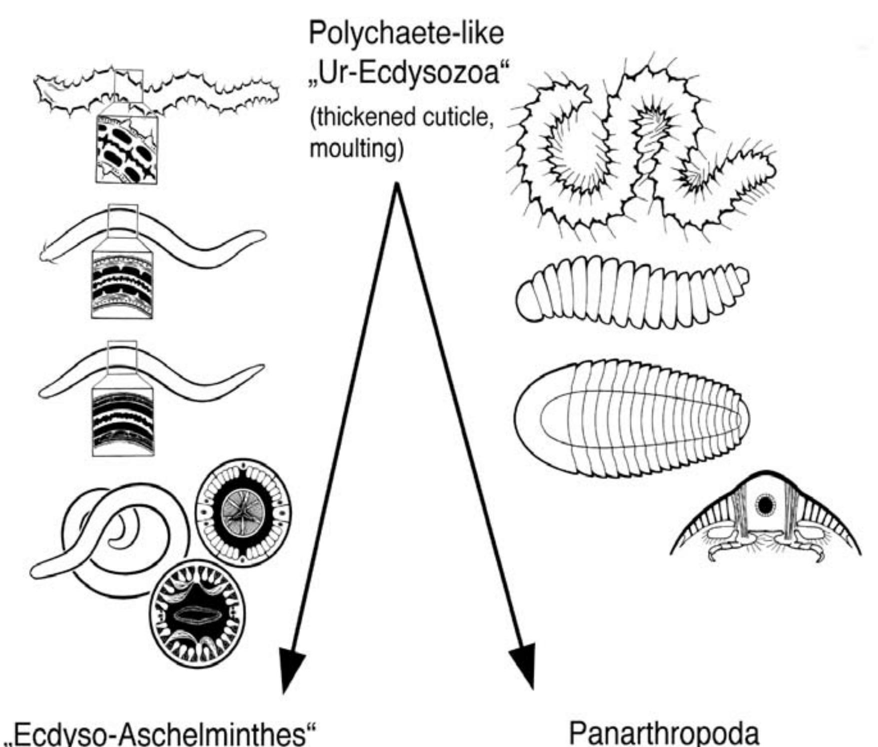


Abb. 7: Konstruktionsmorphologische Deutung der molekularsystematisch begründeten Ecdysozoa-Hypothese durch Zusammenführung der Nematodenableitung von GUTMANN (1989, links) und der Arthropodenableitung von GRASSHOFF (1981, rechts). Da sowohl der Nematoden- als auch der Arthropodenbauplan auf polychaetenartige Vorkonstruktionen zurückgeführt wird, ist die Ecdysozoa-Hypothese unter konstruktionsmorphologischem Aspekt kein besonderes Problem. Annehmbar wird sie speziell dadurch, dass der Erwerb einer verdickten Cuticula in einem sehr frühen Stadium erfolgen muss: Der Abbau der querschnittsichernden Ringmuskulatur und Dissepimente – wie in der Nematodenableitung gezeigt – ist konstruktiv nur möglich, wenn eine ausreichend verstärkte Cuticula die formerhaltende Funktion übernimmt. Bei den Nematoden wird die Option des Substratschlängelns wahrgenommen, während in der Arthropodenlinie das Schlängeln zugunsten einer Vortriebserzeugung durch laterale, parapodienartige Körperanhänge aufgegeben wird. Mit Aufgabe des Schängelns kann die Cuticula bei den Arthropoda abschnittsweise sklerotisieren, während sie bei den Nematoden (und anderen „Ecdyso-Aschelminthes“) relativ flexibel bleibt.

tionen von polymer-coelomaten Vorläufern abstammen (W.F. GUTMANN 1972, 1989), wie in Abb. 7 am Beispiel der Nematoda/Nematomorpha gezeigt. Die dort dargestellte schrittweise Ableitung der Nematoda gelingt nur, wenn als initialer Schritt eine verdickte Körpercuticula angenommen wird: Erst wenn auf diese Weise die Körperform gesichert ist, können die vorher querschnittsichernden Ringmuskeln und Dissepimente sukzessive reduziert werden. Dieser Abbau innerer verspannender Strukturen ist irreversibel, da nicht zu begründen ist, wie und warum bei umgekehrter Lesrichtung in einer „pseudocoelomaten“ Längsmuskultur-Cuticula-Konstruktion allmählich Dissepimente entstehen sollen. Es ist daher abwegig, wenn z. B. SCHMIDT-RHAESA (2004) in seriellen Gruppen von Neuronen, die bei Nematoden vorzufinden sind, repräsentative Anfänge der Segmentierung erblickt: Viel plausibler ist, dass es sich hier – wenn überhaupt – um die letzten Reste einer ehemaligen Polymerie handelt. Diese Lesrichtung wird auch von Hox-Gen-Daten unterstützt, nach denen die Nematoda einen stark reduzierten und räumlich aufgelösten Cluster aufweisen (BALAVOINE et al. 2002).

Eine phylogenetisch früh einsetzende Verstärkung der Cuticula ist anerkannterweise auch Voraussetzung für die anzunehmenden anagenetischen Einzelschritte des Arthropodisierungsprozesses (vgl. WILLMER 1990: 294). Die Ecdysozoa können im Rahmen der Hydroskelett-Theorie also bequem durch Ableitung der Arthropoda sowie der betreffenden „Aschelminthen“-Baupläne von einem polymer-coelomaten Vorläufer mit verdickter Körpercuticula nachvollzogen werden (Abb. 7). Diese Deutung hat zudem den Vorteil, dass sie die problemlose Integration der entwicklungsgenetischen Übereinstimmungen beim Segmentaufbau von Polychaeten und Arthropoden, wie sie PRUD´HOMME et al. (2003) und DEROSA et al. (2005) nachwiesen, gestattet. Auf der anagenetischen Ebene können traditionell-morphologische Annahmen der Articulata-Hypothese beibehalten werden, während gleichzeitig auf der kladogenetischen Ebene das Resultat eines Ecdysozoa-Taxons verständlich wird (SYED 2004). Der Häutungsprozess als kennzeichnendes Merkmal der Ecdysozoa rückt innerhalb dieses Interpretationsrahmens in den Hintergrund, da hier die formsichernde Funktion der Cuticula als Voraussetzung für den Abbau der Ringmuskulatur und der Dissepimente (in letzter Konsequenz auch der Coelomräume) vergleichsweise erhellender für die morphologische Rekonstruktion des Anageneseablaufes ist. Zur Häutung bemerkten BONIK et al. (1977a), dass diese wahrscheinlich graduell aus dem abschnittsweisen Abschilfern der Cuticula hergeleitet werden kann. Es ist sehr wahrscheinlich, dass solche Prozesse bereits in einigen Linien der polychaetenähnlichen „Urprotostomier“ an der Basis der Ecdysozoa/Lophotrochozoa auftraten. Beispielhaft hierfür könnte der von PAXTON (2005) beschriebene Häutungsprozess für die Kiefer-Cuticula der Polychaetenspezies *Diopatra aciculata* sein.

Mögliche Widersprüche im Vergleich zu anderen Deutungen

Abschließend wäre zu fragen, ob die hier vorgestellte Zusammenführung von NAP und Hydroskelett-Theorie durch Widersprüchlichkeiten belastet ist, welche eine stimmige Synthese möglicherweise erschweren. Nach Ansicht der Verfasser ist dies nicht der Fall. Lediglich eine neuere molekularsystematische Arbeit könnte auf einen Konflikt mit konstruktionsmorphologischen Ableitungsmodellen hinauslaufen, und zwar die Einordnung der Phoronida als Innengruppe der Brachiopoda durch COHEN & WEYDMANN (2005). Auf der anagenetischen Ebene würde dies einen Übergang vom Brachiopoden- zum Phoronidenbauplan implizieren, während konstruktionsmorphologisch betrachtet die umgekehrte Lesrichtung anzunehmen ist (W.F. GUTMANN et al. 1978). Da der 18S+28S rRNA-Studie von COHEN & WEYDMANN nur zwei Phoroniden-Sequenzen gegenüber zehn Brachiopoden-Sequenzen zugrunde liegen, sollte man hier weitere Untersuchungen mit größerem Phoronidensampling abwarten, zumal vorangegangene Studien mehrheitlich ein Schwestergruppenverhältnis Phoronida+Brachiopoda ergaben, und nicht den o.g. Innengruppenstatus der Phoronida.

Im Vergleich zur Zusammenführung NAP/Hydroskelettmodell werden Rückgriffe auf andere morphologische Modelle durch weitaus größere Widersprüche erschwert. Beispielsweise versuchte TAUTZ (2004), die immer deutlicheren entwicklungsgenetischen Hinweise auf einen segmentierten Urbilaterier vor dem Hintergrund der Archicoelomaten-Hypothese zu interpretieren. Hierbei ergeben sich aber mindestens drei grundsätzliche Probleme (man beachte, dass alle im folgenden aufgezählten Punkte gegen die Archicoelomaten-Deutung, aber für die Hydroskelett-Theorie sprechen). Erstens ist die Hypothese eines oligomer-coelomaten Urbilateriers, wie sie im Rahmen der Archicoelomaten-Hypothese zu fordern ist, speziell vor dem Hintergrund des Hox-Gen-Befundes, aber auch der Entwicklungsgenetik der posterioren Wachstumszone, weniger offensichtlich als die eines polymer-coelomaten Vorfahren. Zweitens sind Hemichordata und Tentaculata, die der Archicoelomatenhypothese zufolge eine Gruppe basaler Bilaterier sein müssten, molekularsystematisch weit voneinander getrennt (dies wurde weiter oben im Text bereits erwähnt, und ebenso, dass für die Tentaculata aufgrund des Hox-Gen-Befundes eher ein polymerer als oligomerer Vorfahre anzunehmen ist). Drittens ist das basale Ausscheren der Acoela bzw. Acoelomorpha im Rahmen der Archicoelomatenhypothese nicht zu erwarten, da acoelomate Baupläne hier prinzipiell später als oligomer-coelomate entstehen, und demzufolge eher nach den „Archicoelomaten"-Repräsentanten hätten abzweigen müssen. Die Archicoelomatenhypothese lässt aufgrund der Herleitung des Coeloms von Gastraltaschen eines coelenteratenhaften Vorläufers keinen Raum für die Annahme eines acoelomaten Bilateria-Übergangsstadiums; die isoliert-basale Stellung der Acoela/Acoelomorpha könnte hier wenn überhaupt nur über eine Reihe von Zusatzannahmen begründet werden.

Die isoliert-basale Stellung der Acoela/Acoelomorpha ist auch mit dem System von HADZI (1963) nicht zu vereinbaren, welches für den Sonderstatus der Acoela als basale Metazoa (!) berühmt-berüchtigt ist. HADZI ging von einer diversen Ameria-Radiation aus, bevor der Übergang zu den Polymeria erfolgt. Diese basale Ameria-Radiation ist mit den molekularen Daten unvereinbar, während HADZIs Idee eines Polymeria-Überganges, aus dem sämtliche Oligomeria erst als hochabgeleitete Formen hervorgehen, im Prinzip mit dem Schema in Abb. 1 übereinstimmt. Wie weiter oben im Text bereits erwähnt, nimmt HADZI dabei auch den Status der Tentaculata als hochabgeleitete Protostomia vorweg.

Inkonsequent wirkt bei HADZI die Ableitung der „Chordonia" von enteropneustenartigen Vorfahren: Dies impliziert einen Abbau der Polymerie beim Übergang zu den Enteropneusten, gefolgt von einer „re-polymerization" (HADZI) beim Übergang zu den Acrania. Neuerdings wird diese Deutung aber mit Hinweis auf entwicklungsgenetische Daten übernommen, denenzufolge Enteropneusten in ihrer dorsoventralen Organisation mehr Ähnlichkeiten zu Protostomiern aufweisen (GERHART et al. 2005). In der Folge wird davon ausgegangen, dass Chordaten aus dorsoventral invertierten Enteropneusten hervorgingen (NÜBLER-JUNG & ARENDT 1999). Es kann nicht genug betont werden, dass es sich hierbei um ein völlig unrealistisches, im Kern sogar anti-evolutives Modell handelt (sprunghafte Überführung eines Rezentbauplanes in einen anderen), welches zudem mit absurden Zusatzannahmen wie der angeblichen Neuentstehung des Mundes belastet ist (die Mundöffnung würde sich sonst nach der Inversion auf der falschen Seite befinden). Die Frage ist, wie eine schrittweise Überleitung zwischen den beiden Bauplänen hergestellt werden kann. W.F. GUTMANN (1967, 1969) löst dies auf konstruktionsmorphologischem Wege; seine Enteropneusten-Rekonstruktion liefert Begründungen für kritische Details wie Umkehrung des Blutkreislaufes und Dorsalverlagerung der Kiemenspalten, so dass die Annahme einer dorsal-ventral-Inversion überflüssig wird (vgl. ferner W.F. GUTMANN 1970, GUTMANN & BONIK 1979). Dies akzeptierend, wären Enteropneusten also keine Übergangsformen zwischen polymeren Proto- und Deuterostomiern. Der direkte Anschluss acranierartiger Urdeuterostomier an polymere, polychaetenartige Protostomier (vgl. Abb. 6 Nr. 1)

scheint auch weitaus besser geeignet, die zahlreichen entwicklungsgenetischen Ähnlichkeiten zwischen diesen Großgruppen (insbesondere hinsichtlich Segmentierung, Sinnessystemen und Körperanhängen, vgl. z. B. PUEYO & COUSO 2005) in ein graduelles Ableitungsmodell zu integrieren.

Zusammenfassung und Ausblick

Bei der z.Z. vorherrschenden Meinung, dass die molekularbiologisch ermittelte „New Animal Phylogeny" nicht durch Rückgriff auf morphologisch begründete Großphylogenien untermauert werden kann, handelt es sich um eine Fehleinschätzung. Die Berücksichtigung der Gallertoid-Hydroskelett-Theorie, welche in ihren Anfängen bis in das Jahr 1966 zurückreicht, ermöglicht eine weitreichende morphologische Nachvollziehbarkeit aktueller molekularbiologischer Befunde. Somit lässt sich der Forschungsstand zur Großphylogenie der Metazoa dahingehend zusammenfassen, dass mindestens ein Entwurf vorliegt, der durch zwei unabhängige Rekonstruktionsansätze – Konstruktionsmorphologie und Molekularbiologie – gestützt wird. Dieser Entwurf, den man vielleicht als „total evidence"-Modell bezeichnen könnte, ist durch mehrere sehr spezifische Einzelhypothesen charakterisiert: Diskutiert wurden im vorliegenden Artikel v.a. der Übergang von kompakten zu polymer-coelomaten Urbilateriern ohne oligomere oder pseudocoelomate Zwischenstufen, der Status der Tentaculata als hochabgleitete Protostomier, der Status der Pterobranchia, Echinodermata und Tunicata als hochabgeleitete Deuterostomier sowie die Ablehnung der traditionell-morphologischen Articulata-Hypothese.

Aus diesem erneuerten phylogenetischen Interpretationsrahmen ergeben sich logischerweise eine Reihe von forschungsleitenden Konsequenzen. Generell ist festzustellen, dass eine detaillierte großphylogenetische Hypothese zwangsläufig in die Systematik auf taxonomisch niedrigerer Ebene hineinwirkt (W.F. GUTMANN 1972: 5). Insbesondere die Annahme eines coelomatsegmentierten Urbilateriers erfordert eine Revision etablierter merkmalsmorphologischer Interpretationen, da in der Folge für viele Abstammungslinien bzw. Schwestergruppen eine entsprechende Organisation im Grundmuster angenommen werden muss. Ein Beispiel wären die Nemertini, für die bisher meist nur diskutiert wurde, ob sich bei dieser Gruppe vorzufindende Coelomräume mit den Coelomen anderer Bilaterier in Verbindung bringen lassen. Relativ weniger beachtet wurde die Beschreibung von Nemertinen mit einer „pseudosegmentierten" Organisation (BERG 1985). Zusammen mit Befunden von MASLAKOVA et al. (2004), denenzufolge in der Embryogenese der Nemertini noch versteckte Anklänge an eine vormalige indirekte Entwicklung über Trochophora-Larven auftreten, wäre zu prüfen, ob die „segmentierten" Nemertini-Spezies Übergangsformen von annelidenähnlichen Vorläufern repräsentieren. Generell wäre die traditionell-morphologisch bereits geführte Diskussion über etwaige phylogenetische Zusammenhänge zwischen „Eusegmentation" und „Pseudosegmentation" auf erneuerter Grundlage wieder aufzunehmen, insbesondere durch Heranziehung entwicklungsgenetischer Daten. Dies betonen v.a. BALAVOINE & ADOUTTE (2003), die entgegen der meisten „Lehrbuchdarstellungen" für ungefähr 14-18 Bilaterierlinien mögliche Segmentationsformen bzw. Reste einer ehemaligen Eusegmentierung verzeichnen. Mit dieser hohen Anzahl „segmentierter" Bilaterierlinien wären zunächst einmal die routinemäßig vorgebrachten Parsimonieargumente gegen die Urpolymeria-Hypothese entkräftet. Doch sogar wenn zukünftige entwicklungsgenetische Daten die in Abb. 1 gezeigte Sichtweise unterstützen sollten, bliebe die Frage nach den Ursachen für die jeweilige Modifikation – bis hin zu völligem Abbau – der polymer-coelomaten Grundorganisation. Offensichtlich stellt die Konstruktionsmorphologie den konsequenten methodischen Zugang für die Rekonstruktion schrittweiser morphologischer Umwandlungsschritte unter Beachtung funktioneller Zusammenhänge dar. Dies anerkennend, würde der hier dargelegte Fortschritt in der großphylogenetischen Forschung auch auf einen Fortschritt in Methodenfragen hinauslaufen. Der oben diskutierte Fall der Nematoden zeigt, wie eine auf reiner Merkmalsbetrachtung beruhende Sichtweise von Evolution – die aufgrund von Parsimonievorgaben immer wieder Lesrichtungen von „einfachen" zu „komplexen" Bauplänen ergibt – durch eine konkret naturwissenschaftlich-kausale Argumentation abgelöst werden kann.

In der ersten Publikation zur NAP (ADOUTTE et al. 1999) wurde besonders die Unvereinbarkeit der Resultate mit einer morphologischen Progressionsreihe nach dem Schema acoelomat-pseudocoelomat-coelomat hervorgehoben (d.h. einem „Lehrbuchschema", welches ADOUTTE et al. ebd. auf den Einfluss des HYMAN´schen Werkes im angloamerikanischen Sprachraum zurückführten). Die sich mit den neuen Befunden abzeichnende Umkehrung der Lesrichtung sollte u. a. auch ein erneuertes Interesse an den Rezentmodellen aus dem Formenkreis der „Annelida" bewirken. Es ist hier nochmals anzumerken, dass insbesondere unter den Polychaeta genügend Rezentbeispiele für den unzweifelhaften Übergang von polymer-coelomater zu pseudocoelomater/mixocoelomater oder acoelomater Organisation existieren. Es ist aber sehr fraglich, ob das Verständnis solcher evolutiven Transformationen über die z.Z. in den morphologischen Disziplinen dominierende Ultrastrukturforschung erreicht werden kann. Stattdessen

müsste der Bewegungsapparat als funktionelle Ganzheit in den Focus der großphylogenetischen Forschung gerückt werden, da gerade hier die direktesten Erklärungsmöglichkeiten für tiefgreifende Umbauten bzw. Reduktionsprozesse zu suchen sind. Eine konsequente morphologische Aufarbeitung der NAP würde also auf Stärkung funktionsmorphologischer Ansätze gegenüber merkmalsmorphologischen Ansätzen hinauslaufen, was sehr deutlich von JENNER (2004) bemerkt wurde. Als neue technische Mittel für die Erforschung funktions- und konstruktionsmorphologischer Zusammenhänge sind hier v.a. Computersimulationen zu nennen (vgl. BREINER et al. 2004). Es ist zu erwarten, dass mit diesem Hilfsmittel insbesondere Aussagen zur evolutiven Ökonomisierung und Optimierung organismischer Konstruktionen (z. B. beim Abbau querschnittsichernder Ringmuskulatur zugunsten einer verdickten Cuticula, wie generell für die „Aschelminthen"-Baupläne anzunehmen) auch unter quantitativem Aspekt formuliert werden können.

Aus alledem ergibt sich, dass der im vorliegenden Artikel aufgezeigte Fortschritt in der Großphylogenie eine zwingende Rückwirkung auf die methodischen Grundlagen evolutionsbiologischer Forschung hat. Für die hier verhandelte rein empirische Ebene ist dies mit VOGEL (1989) zusammenzufassen: „Biologische Form ist durch mechanische Kräfte erzwungen, Ontogenie ergibt sich aus mechanischen Prozessen, Phylogenie verknüpft eine Serie kohärenter Konstruktionen. Wenn dies richtig ist, sollte phylogenetisches Rekonstruieren und sollte Natürliche Systematik so weit wie möglich konstruktionsmorphologisch untermauert sein."

Man könnte allerdings einwenden, dass die nachgewiesenen hochspezifischen Übereinstimmungen zwischen NAP und Gallertoid-Hydroskelettmodell auf einer rein zufälligen Kongruenz zweier (jeweils möglicherweise fehlerhafter) Hypothesen beruhen. Dieses Gegenargument muss jedoch auf der methodologischen Ebene geführt und begründet werden, d.h. es wäre die „Fehlerhaftigkeit" beider Ansätze zu diskutieren und es müssten die jeweiligen Geltungsbereiche (Erkenntnisgehalte) abgegrenzt und einander gegenübergestellt werden (siehe M. GUTMANN et al. in diesem Band).

Literatur

ADOUTTE A., BALAVOINE G., LARTILLOT N. & R. DE ROSA (1999): Animal evolution – the end of intermediate taxa? — Trends Gen. **15** (3): 104-108.

ADOUTTE A., BALAVOINE G., LARTILLOT N., LESPINET O., PRUD´HOMME B. & R. DE ROSA (2000): The new animal phylogeny: Reliability and implications. — Proc. Nat. Acad. Sci. **97** (9): 4453-4456.

AGUINALDO A.M.A., TURBEVILLE J.M., LINFORD L.S., RIVERA M.C., GAREY J.R., RAFF R.A. & J.A. LAKE (1997): Evidence for a clade of nematods, arthropods and other moulting animals. — Nature **387** (6632): 489-493.

BALAVOINE G. (1997): The early emergence of platyhelminths is contradicted by the agreement between 18S rRNA and Hox genes data. — Life Sci. **320** (1): 83-94.

BALAVOINE G. (1998): Are Platyhelminthes coelomates without a coelom? An argument based on the evolution of Hox genes. — Amer. Zool. **38** (6): 843-858.

BALAVOINE G. & A. ADOUTTE (2003): The segmented Urbilateria: A testable scenario. — Integr. Comp. Biol. **43** (1): 137-147.

BALAVOINE G., DE ROSA R. & A. ADOUTTE (2002): Hox clusters and bilaterian phylogeny. — Mol. Phyl. Evol. **24** (3): 366-373.

BARTOLOMAEUS T. (1993): Die Leibeshöhlenverhältnisse und Nephridialorgane der Bilateria – Ultrastruktur, Entwicklung und Evolution. — Habilitationsschrift, Universität Göttingen.

BARTOLOMAEUS T. (2001): Ultrastructure and formation of the body cavity lining in *Phoronis muelleri* (Phoronida, Lophophorata). — Zoomorph. **120**: 135-148.

BERG G. (1985): *Annulonemertes* gen. nov., a new segmented hoplonemertean. — In: CONWAY MORRIS S., GEORGE J.D., GIBSON R. & H.M. PLATT (Hrsg.), The origins and relationships of lower invertebrates. Clarendon Press, Oxford: 200-209.

BLEIDORN C., PODSIADLOWSKI L. & T. BARTOLOMAEUS (2006): The complete mitochondrial genome of the orbiniid polychaete *Orbinia latreillii* (Annelida, Orbiniidae) – a novel gene order for Annelida and implications for annelid phylogeny. — Gene **370**: 96-103.

BONIK K., GRASSHOFF M. & W.F. GUTMANN (1976): Die Evolution der Tierkonstruktionen I: Problemlage und Prämissen. II: Vielzeller und die Evolution der Gallertoide. — Nat. Mus. **106** (5): 129-143.

BONIK K., GRASSHOFF M. & W.F. GUTMANN (1977a):Die Evolution der Tierkonstruktionen VI. Von der segmentalen Wurmhydraulik zum Außenskelett-Muskelsystem der Gliederfüßer. — Nat. Mus. **107** (5): 131-140.

BONIK K., GRASSHOFF M. & W.F. GUTMANN (1977b): Funktion bestimmt Evolution. — Umsch. Wiss. Tech. **77** (20): 657-668.

BONIK K., GUTMANN W.F. & R. HAUDE (1978): Stachelhäuter mit Kiemen-Apparat: Der Beleg für die Ableitung der Echinodermen von Chordatieren. — Nat. Mus. **108** (7): 211-214.

BOURLAT S., NIELSEN C., LOCKYER A., LITTLEWOOD D.T. & M.J. TELFORD (2003): *Xenoturbella* is a deuterostome that eats molluscs. — Nature **424** (6951): 925-928.

BREINER T., DÖRNER R., SEILER C. & M. GUDO (2004): Visualizing organisms with hydraulic body parts: a case study in integrating simulation and visualization models. — In: DEUSSEN O., HANSEN C., KEIM D. & D. SAUPE (Eds), Joint IEEE-Eurographics symposium on visualization, Konstanz: 96-102.

CAMERON C.B., GAREY J.R. & B.J. SWALLA (2000): Evolution of the chordate body plan: New insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla. — Proc. Nat. Acad. Sci. **97** (9): 4469-4474.

CLAUSEN S. & A.B. SMITH (2005): Palaeoanatomy and biological affinities of a cambrian deuterostome (Stylophora). — Nature **438** (7066): 351-354.

COHEN B.L. & A. WEYDMANN (2005): Molecular evidence that phoronids are a subtaxon of brachiopods (Brachiopoda: Phoronata) and that genetic divergence of metazoan phyla began long before the early Cambrian. — Org. Div. Evol. **5** (4): 253-273.

COOK C.E., JIMENEZ E., AKAM M. & E. SALO (2004): The Hox gene complement of acoel flatworms, a basal bilaterian clade. — Evol. Dev. **6** (3): 154-163.

DELSUC F., BRINKMANN H., CHOURROUT D. & H. PHILIPPE (2006): Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. — Nature **439** (7079): 965-968.

DE ROSA R. (2001): Molecular data indicate the protostome affinity of brachiopods. — Syst. Biol. **50** (6): 848-859.

DE ROSA R., PRUD'HOMME B. & G. BALAVOINE (2005): Caudal and even-skipped in the annelid *Platynereis dumerilii* and the ancestry of posterior growth. — Evol. Devol. **7** (6): 574-587.

DOHLE W. (2004): Die Verwandtschaftsbeziehungen der Großgruppen der Deuterostomier: Alternative Hypothesen und ihre Begründungen. — In: RICHTER S. & W. SUDHAUS (Hrsg.), Kontroversen in der Phylogenetischen Systematik der Metazoa. — Sitzungsber. Ges. Nat. Fr. Berlin (N.F.) **43**: 123-162.

EDLINGER K. (1995): Die Evolution der Plathelminthen-Konstruktion. — Nat. Mus. **125** (10): 305-320.

GEE H. (2001): Deuterostome phylogeny: the context for the origin and evolution of the vertebrates. — In: AHLBERG P.E. (Ed.), Major events in early vertebrate evolution. Taylor & Francis, London, New York: 1-14.

GERHART J., LOWE C. & M. KIRSCHNER (2005): Hemichordates and the origin of chordates. — Curr. Op. Gen. Dev. **15** (4): 461-467.

GRASSHOFF M. (1981): Arthropodisierung als biomechanischer Prozeß und die Entstehung der Trilobiten-Konstruktion. — Paläont. Zeitschr. **55** (3/4): 219-235.

GRUHL A., GROBE P. & T. BARTOLOMAEUS (2005): Fine structure of the epistome in *Phoronis ovalis*: significance for the coelomic organization in Phoronida. — Invertebr. Biol. **124**: 332-343.

GUDO M. (2002): The development of the critical theory of evolution: The scientific career of Wolfgang F. Gutmann. — Theory Biosci. **121** (1): 101-137.

GUTMANN M. (1996): Die Evolutionstheorie und ihr Gegenstand. Beitrag der methodischen Philosophie zu einer konstruktiven Theorie der Evolution. — VWB-Verlag Berlin: 1-332.

GUTMANN M., GUDO M. & T. SYED (2007): Ana- und Kladogenese, Mikro- und Makroevolution – Einige Ausführungen zum Problem der Benennung. — Denisia **20**: 23-36.

GUTMANN W.F. (1966): Funktionsmorphologische Beiträge zur „Gastraea-Coelomtheorie". — Senck. Biol. **47** (3): 225-250.

GUTMANN W.F. (1967): Die Entstehung des Coeloms und seine phylogenetische Abwandlung im Deuterostomier-Stamm. — Zool. Anz. **179** (1/2): 109-131.

GUTMANN W.F. (1969): Acranier und Hemichordaten, ein Seitenast der Chordaten. — Zool. Anz. **182**: 1-26.

GUTMANN W.F. (1970): Die Entstehung des Muskelapparates der Hemichordaten. — Z. zool. Syst. Evol. **8** (2): 139-154.

GUTMANN W.F. (1972): Die Hydroskelett-Theorie. — Aufs. Red. Senck. Nat. Forsch. Ges. **21**: 1-91.

GUTMANN W.F. (1973): Diskussions-Beitrag zur Coelom-Problematik: Versuch einer Widerlegung der Oligomerie-(Trimerie) Theorie. — In: SCHÄFER W. (Hrsg.), Das Archicoelomaten-Problem. Aufs. Red. Senck. Nat. Forsch. Ges. **22**: 51-101.

GUTMANN W.F. (1975): Das Tunicaten-Modell. — Zool. Beitr. N. F. **21** (2): 279-303.

GUTMANN W.F. (1988): The hydraulic principle. — Amer. Zool. **28**: 257-266.

GUTMANN W.F. (1989): Die Evolution hydraulischer Konstruktionen – organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung. — Waldemar Kramer, Frankfurt am Main: 1-201.

GUTMANN W.F. (1997): Chordaten-Konstruktionen und ihre Evolution. Von der Kiemenreuse zum zahnbesetzten Kieferapparat. — In: ALT W.K. & J.C. TÜRP (Hrsg.), Die Evolution der Zähne – Phylogenie, Ontogenie, Variation. Quintessenz-Verlag, Berlin: 93-129.

GUTMANN W.F. & K. BONIK (1979): Detaillierung des Acranier- und Enteropneusten-Modells. — Senck. biol. **59** (5/6): 325-363.

GUTMANN W.F., ZORN H. & K. VOGEL (1978): Brachiopods: biomechanical interdependences governing their origin and phylogeny. — Science **199**: 890-893.

HADZI J. (1963): The evolution of the metazoa. — Pergamon Press, Oxford, London, New York, Paris: 1-499.

HALANYCH K.M. (1996): Convergence in the feeding apparatuses of lophophorates and pterobranch hemichordates revealed by 18S rDNA: an interpretation. — Biol. Bull. **190**: 1-5.

HALANYCH K.M., BACHELLER J.D., AGUINALDO A.M.A., LIVA S.M., HILLIS D.M. & J.A. LAKE (1995): Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals. — Science **267** (5204): 1641-1643.

HUGHES A.L. & R. FRIEDMAN (2005): Loss of ancestral genes in the genomic evolution of *Ciona intestinalis*. — Evol. & Devol. **7** (3): 196-200.

IKUTA T., YOSHIDA N., SATOH N. & H. SAIGA (2004): *Ciona intestinalis* Hox gene cluster: Its dispersed structure and residual colinear expression in development. — Proc. Nat. Acad. Sci. **101** (42): 15118-15123.

JACOBS D.K., HUGHES N.C., FITZ-GIBBON S.T. & C.J. WINCHELL (2005): Terminal addition, the cambrian radiation and the phanerozoic evolution of bilaterian form. — Evol. Dev. **7** (6): 498-514.

JEFFERIES R.P.S. (2001): The origin and early fossil history of the acustico-lateralis system, with remarks on the reality of the echinoderm-hemichordate clade. — In: AHLBERG P.E. (Ed.), Major events in early vertebrate evolution. Taylor & Francis, London, New York: 40-66.

JENNER R.M. (2004): When molecules and morphology clash: reconciling conflicting phylogenies of the Metazoa by considering secondary character loss. — Evol. Dev. **6** (5): 372-378.

JENNER R.M. (2006): Challenging received wisdoms: Some contributions of the new microscopy to the new animal phylogeny. — Integ. Comp. Biol. **46** (2): 93-103.

KONOPKA H.-P. (1978): Endolithische Sipunculiden. — Nat. Mus. **108** (5): 137-143.

LACALLI T.C. (2002): Vetulicolians – are they deuterostomes? chordates? — BioEssays **24** (3): 208-211.

MASLAKOVA S.A., MARTINDALE M.Q. & J.L. NORENBURG (2004): Vestigial prototroch in a basal nemertean, Carinoma tremaphoros (Nemertea; Palaeonemertea). — Evol. Dev. **6**: 219-226.

METSCHNIKOFF E. (1881): Über die systematische Stellung von Balanoglossus. — Zool. Anz. **4**: 139-157.

NÜBLER-JUNG K. & D. ARENDT (1999): Dorsoventral axis inversion: enteropneust anatomy links invertebrates to chordates turned upside down. — J. Zool. Syst. Evol. Res. **37**: 93-100.

ODA H., WADA H., TAGAWA K., AKIYAMA-ODA Y., SATHO N., HUMPHREYS T., ZHANG S. & S. TSUKITA (2002): A novel amphioxus cadherin that localizes to epithelial adherens junctions has an unusual domain organization with implications for chordate phylogeny. — Evol. Dev. **4** (6): 426-434.

ODA H., TAGAWA K. & Y. AKIYAMA-ODA (2005): Diversification of epithelial adherens junctions with independent reductive changes in cadherin form: Identification of potential molecular synapomorphies among bilaterians. — Evol. Dev. **7** (5): 376-389.

PAPILLON D., PEREZ Y., CAUBIT X. & Y. LE PARCO (2004): Identification of chaetognaths as protostomes is supported by the analysis of their mitochondrial genome. — Mol. Biol. Evol. **21** (11): 2122-2129.

PAXTON H. (2005): Molting polychaete jaws – ecdysozoans are not the only molting animals. — Evol. Devol. **7** (4): 337-340.

PETERS D.S. (2004): Fast ein Durchbruch. — Jahrb. Gesch. Theor. Biol. **9**/2003: 25-32.

PHILIPPE H., LARTILLOT N. & H. BRINKMANN (2005): Multigene analyses of bilaterian animals corroborate the monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia. — Mol. Biol. Evol. **22** (5): 1246-1253.

PRUD´HOMME B., DE ROSA R., ARENDT D., JULIEN J.F., PAJAZITI R., DORRESTEIJN A.W.C., ADOUTTE A., WITTBRODT J. & G. BALAVOINE (2003): Arthropod-like expression patterns of engrailed and wingless in the annelid *Platynereis dumerilii* suggest a role in segment formation. — Curr. Biol. **13** (21): 1876-1881.

PUEYO J.I. & J.P. COUSO (2005): Parallels between the proximal–distal development of vertebrate and arthropod appendages: homology without an ancestor? — Curr. Op. Gen. Dev. **15** (4): 439-446.

RUIZ-TRILLO I., RIUTORT M., LITTLEWOOD D.T.J., HERMIOU E.A. & J. BAGUNA (1999): Acoel flatworms: earliest extant bilaterian metazoans, not members of the platyhelminthes. — Science **283** (5409): 1919-1923.

RUIZ-TRILLO I., PAPS J., LOUKOTA M., RIBERA C., JONDELIUS U., BAGUNA J. & M. RIUTORT (2002): A phylogenetic analysis of myosin heavy chain type II sequences corroborates that Acoela and Nemertodermatida are basal bilaterians. — Proc. Natl. Acad. Sci. **99** (17): 11246-11251.

RUIZ-TRILLO I., RIUTORT M., FOUCARDE M., BAGUNA J. & J.L. BOORE (2004): Mitochondrial genome data support the basal position of Acoelomorpha and the polyphyly of Plathelminthes. — Mol. Phyl. Evol. **33** (2): 321-332.

SCHMIDT-RHAESA A. (2004): Ecdysozoa versus Articulata. — In: RICHTER S. & W. SUDHAUS (Hrsg.), Kontroversen in der Phylogenetischen Systematik der Metazoa. Sitzungsber. Ges. Nat. Fr. Berlin (N.F.) **43**: 35-49.

SEO H.-C., EDVARDSEN R.B., MAELAND A.D., BJORDAL M., JENSEN M.F., HANSEN A., FLAAT M., WEISSENBACH J., LEHRACH H., WINCKER P., REINHARDT R. & D. CHOURROUT (2004): Hox cluster disintegration with persistent anteroposterior order of expression in *Oikopleura dioica*. — Nature **431** (7004): 67-71.

SIEWING R. (1974): Morphologische Untersuchungen zum Archicoelomatenproblem 2: Die Körpergliederung bei Phoronis mülleri de Selys-Longchamps (Phoronida). — Zool. Jahrb. Anat. Ontogen. Tiere **92**: 275-318.

SPAGNUOLO A., RISTORATORE F., DI GREGORIO A., ANIELLO F., BRANNO M. & R. DI LAURO (2003): Unusual number and genomic organization of Hox genes in the tunicate *Ciona intestinalis*. — Gene **309** (2): 71-79.

STOLLEWERK A., SCHOPPMEIER M. & W.G.M. DAMEN (2003): Involvement of Notch and Delta genes in spider segmentation. — Nature **423** (6942): 863-865.

SYED T. (2004): Wie neu ist die „New Animal Phylogeny"? Eine mögliche Synthese morphologischer und molekularer Befunde zur Bauplan-Evolution. — Jahrb. Gesch. Theor. Biol. **9**/2003: 33-76.

SYED T. (2006): Zur Großphylogenie der Metazoa: Molekularbiologische Befunde („New Animal Phylogeny") und morphologische Rekonstruktionen in der Synthese. — Eingereichte Dissertationsschrift, Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt.

TAUTZ D. (2004): Segmentation. — Dev. Cell **7** (3): 301-312.

ULRICH W. (1973): Archicoelomaten W. Ulrich 1949 (1950-1970). — In: SCHÄFER W. (Hrsg.), Das Archicoelomaten-Problem. Aufs. u. Red. d. Senck. Nat. Forsch. Ges. **22**: 7-50.

VOGEL K. (1989): Konstruktionsmorphologie und Rekonstruktion der Stammesgeschichte. — In: EDLINGER K. (Hrsg.), Form und Funktion: Ihre stammesgeschichtliche Grundlage. WuV-Verlag Wien: 55-63.

WESTHEIDE W. & R.M. RIEGER (2004): Ergänzungen. — In: WESTHEIDE W. & R.M. RIEGER (Hrsg.), Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. — Spektrum akad. Verlag Heidelberg: 863-871.

WILLMER P.G. (1990): Invertebrate relationships. Patterns in animal evolution. — Cambridge University Press: 1-400.

Anschrift der Verfasser:

Dipl.-Biol. Tareq SYED
Morphisto-Evolutionsforschung
und Anwendung GmbH
Senckenberganlage 25
60325 Frankfurt am Main
Germany
E-Mail: syed@em.uni-frankfurt.de

Dr. Michael GUDO
Morphisto-Evolutionsforschung
und Anwendung GmbH
Senckenberganlage 25
60325 Frankfurt am Main
Germany
E-Mail: mgudo@morphisto.de

Jun. Prof. Mathias GUTMANN
Institut für Philosophie
Philipps-Universität Marburg
Wilhelm Röpke Str. 6B
35032 Marburg
Germany
E-Mail: gutmann@mailer.uni-marburg.de